

00377



UNIVERSIDAD NACIONAL  
AUTÓNOMA DE  
MÉXICO

UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

## POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

Centro de Investigaciones en Ecosistemas

Análisis morfológico de encinos híbridos de *Quercus  
affinis* X *Q. laurina* en Tequila y Puerto Aire Veracruz,  
México

# TESIS

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE  
MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS  
(BIOLOGÍA AMBIENTAL)

P R E S E N T A

José Luis Ibarra Montoya

DIRECTOR DE TESIS: Dr. Alberto Ken Oyama Nakagawa

México, D. F.

Junio 2005



m. 345977



Universidad Nacional  
Autónoma de México



**UNAM – Dirección General de Bibliotecas**  
**Tesis Digitales**  
**Restricciones de uso**

**DERECHOS RESERVADOS ©**  
**PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL**

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.



UNIVERSIDAD NACIONAL  
AUTÓNOMA DE  
MÉXICO

## POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS COORDINACIÓN

Autorizo a la Dirección General de Bibliotecas de la UNAM a difundir en formato electrónico e impreso el contenido de mi trabajo recepcional.

NOMBRE: José Luis Ibarra  
Montoya

FECHA: 27 junio 2005

FIRMA:

Ing. Leopoldo Silva Gutiérrez  
Director General de Administración Escolar, UNAM  
Presente

Por medio de la presente me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día 31 de enero del 2005, se acordó poner a su consideración el siguiente jurado para el examen de grado de Maestría en Ciencias Biológicas (Biología Ambiental) del(a) alumno(a) Ibarra Montoya José Luis con número de cuenta 92577640 con la tesis titulada: "Análisis morfológico de encinos híbridos de Quercus affinis X Q. laurina en Tequila y Puerto Aire Ver. México", bajo la dirección del(a) Dr. Alberto Ken Oyama Nakagawa.

Presidente:	Dra. Patricia Dávila Aranda
Vocal:	Dra. Ella Vázquez Domínguez
Secretario:	Dr. Alberto Ken Oyama Nakagawa
Suplente:	Dra. Susana Valencia Ávalos
Suplente:	Dr. Zenón Cano Santana

Sin otro particular, quedo de usted.

Atentamente  
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPIRITU"  
Cd. Universitaria, D.F., a 3 de mayo del 2005

Dr. Juan José Morrone Lupi  
Coordinador del Programa

## RECONOCIMIENTOS

Esta tesis se llevo a cabo gracias a la beca recibida por el CONACYT durante el periodo de 2001-2003.

Agradezco a los miembros del Comité Tutorial.

Dr. A. Ken Oyama Nakagawa

Dra. Ella Vázquez Domínguez

Dr. Zenón Cano Santana.

## AGRADECIMIENTOS

- Quiero agradecer de una manera especial al Dr. Ken Oyama, por su confianza en mí. He aprendido mucho gracias a él.
- Al Dr. Zenón Cano, que también tuvo fe en que este trabajo se llevaría a buen término.
- Gracias al gran Toño, ahora Dr. González, su apoyo y conocimiento principalmente en el campo me enseñaron el mundo de los encinos.
- También quiero dar gracias a Susana Valencia que estuvo ayudándome en todo momento para la realización de esta tesis.

A mi familia... Los quiero mucho

## ÍNDICE

<b>I.</b>	<b>RESUMEN</b>	
<b>II.</b>	<b>INTRODUCCIÓN</b>	
	Zonas de hibridación.....	3
	Origen de las zonas de hibridación.....	4
	Mantenimiento de las zonas de hibridación.....	5
	Estructura interna de una zona de hibridación.....	7
	Hibridación en el género <i>Quercus</i> .....	9
	El género <i>Quercus</i> en México.....	11
	Hibridación en el género <i>Quercus</i> en México.....	12
	Hipótesis para explicar la distribución y comportamiento del complejo <i>Q. affinis</i> X <i>Q. laurina</i> .....	14
	Objetivos.....	18
<b>III.</b>	<b>MATERIALES Y MÉTODOS</b>	
	Sistema de Estudio.....	19
	Selección de las zonas de hibridación y procedimientos de muestreo.....	20
	Análisis Morfológico.....	22
<b>IV.</b>	<b>RESULTADOS</b>	
	Mapa de localización de encinos híbridos de Tequila, Veracruz.....	32
	Mapa de localización de encinos híbridos de Puerto Aire, Veracruz.....	33
<b>V.</b>	<b>DISCUSIÓN</b>	
	Estructura de las zonas de hibridación locales de Tequila y Puerto Aire, Veracruz.....	46
<b>VI.</b>	<b>LITERATURA CITADA</b>	

## ABSTRACT

*Quercus affinis* Scheid and *Q. laurina* Humb. & Bonpl., are two species of red oaks (section Lobatae) that are distributed along the Sierra Madre Oriental and Sierra Madre del Sur, respectively. In the area of distribution of these species there is a zone of overlap, located in the oriental region of the Eje Neovolcánico Transversal and north of Oaxaca. In the area of overlap, zones of contact exist where is frequent to find oaks with characteristic morphological intermediate. The hypothesis exists that these bosses morphological are the result of the secondary contact between these two species, where there has been hybridization in several occasions and in different zones. In the present I work the structure is described morphological of two zones of local hybridization situated in the Sierra of Zongolica, Veracruz. They were analyzed a total of eleven characters morphological of 8 080 leaves in 404 individuals of oaks (152 in Tequila and 252 for Puerto Aire). In each tree 20 leaves were measured. They were utilized analysis multivariate to describe the bosses of variation morphological of the oaks located in both zones; were used individuals morphologically representative of each species to compare them with the trees of Tequila and Puerto Aire. The analyses of principal components showed that the oaks of both zones are hybrids of the complex one *Q. laurina* X *Q. affinis*, being found that the 19% of the individuals of Tequila and the 28% of those of Puerto Aire they present an intermediate morphology, while in remainder of the hybrids the morphology is similar to that of the ancestors, dominating the morphology of type *Q. laurina*. The structure of both zones of hybridization constitutes a complex network of hybrids in which individuals with intermediate morphologies with regard to the ancestors coexist.

## RESUMEN

*Quercus affinis* Scheid y *Q. laurina* Humb. & Bonpl., son dos especies de encinos rojos (sección Lobatae) que se distribuyen a lo largo de la Sierra Madre Oriental y Sierra Madre del Sur, respectivamente. En el área de distribución de estas especies hay una zona de traslapamiento, ubicada en la región oriental del Eje Neovolcánico Transversal y al norte de Oaxaca. En el área de traslapamiento existen zonas de contacto en donde es frecuente encontrar encinos con características morfológicas intermedias. Existe la hipótesis de que estos patrones morfológicos son el resultado del contacto secundario entre estas dos especies, donde ha habido hibridación en varias ocasiones y en distintas zonas. En el presente trabajo se describe la estructura morfológica de dos zonas de hibridación locales situadas en la Sierra de Zongolica, Veracruz. Se analizaron un total de 11 caracteres morfológicos de 8,080 hojas en 404 individuos de encinos (152 en Tequila y 252 para Puerto Aire). En cada árbol se midieron 20 hojas. Se utilizaron análisis multivariados para describir los patrones de variación morfológica de los encinos ubicados en ambas zonas; se usaron individuos morfológicamente representativos de cada especie para compararlos con los árboles de Tequila y de Puerto Aire. Los análisis de componentes principales mostraron que los encinos de ambas zonas son híbridos del complejo *Q. laurina* X *Q. affinis*, encontrándose que el 19% de los individuos de Tequila y el 28% de los de Puerto Aire presentan una morfología intermedia, mientras que en el resto de los híbridos la morfología es similar a la de los progenitores, predominando la morfología de tipo *Q. laurina*. La estructura de ambas zonas de hibridación constituye una red compleja de híbridos en la que coexisten individuos con morfologías intermedias con respecto a los progenitores.

## INTRODUCCIÓN

La hibridación y la formación de zonas de hibridación son fenómenos naturales que se presentan con frecuencia en las plantas y en algunas especies de animales (Harrison 1993). Estos procesos pueden incrementar la diversidad biológica a través de la divergencia evolutiva de nuevas formas (Frituyma 1998). De hecho, Arnold (1997) afirma que la hibridación natural es considerada un evento importante en la evolución adaptativa y diversificación de muchos grupos de plantas.

Las zonas de hibridación por su parte se caracterizan generalmente por ser regiones de bandas estrechas, donde las poblaciones genéticamente diferenciadas se encuentran, se mezclan y producen híbridos. Algunas de estas zonas pueden ser a veces de un centenar de metros en su anchura, y sin embargo tener una longitud de varios centenares de kilómetros (Barton y Hewitt 1981, Hewitt 1988). Otras zonas de hibridación pueden tener anchuras de decenas o centenas de kilómetros (Endler 1977).

El interés en el análisis de las zonas de hibridación se debe a varios factores. Primero, las zonas de hibridación tienen un papel muy importante en el estudio de caracteres y procesos genéticos, que pueden estar involucrados en problemas de divergencia evolutiva y finalmente en la especiación de los organismos. La formación de tipos recombinantes dentro de las zonas de hibridación permite el análisis detallado de las bases genéticas de la diferenciación. Este tipo de análisis puede arrojar resultados interesantes sobre la manera en que se establecen nuevos genes y genomas y así proponer mecanismos de especiación. Asimismo, la presencia de las zonas de hibridación es de gran interés para los taxónomos, quienes generalmente basan sus estudios sistemáticos sobre la morfología externa. Hewitt (1988) menciona que las zonas de hibridación son también de interés en el estudio de procesos no directamente relacionados

con divergencia o especiación, como por ejemplo la distribución de alelos raros, el análisis de asimetría morfológica, el tamaño de las poblaciones, la medición de las tasas de dispersión utilizando desequilibrio genético, la expresión génica y la esterilidad o poca fertilidad de los híbridos.

### **Zonas de hibridación**

Dar una definición de zonas de hibridación es un poco difícil y ha sido materia de una amplia discusión. Algunas definiciones enfatizan en el origen propuesto para una zona de hibridación; por ejemplo: Bigelow (1965) la define como "zona estrecha que contiene solo híbridos, que separa a las formas parentales". De manera similar Short (1969) considera a las zonas de hibridación como "área ocupada por una población híbrida, que conecta a dos zonas parentales", y donde además los fenotipos parentales son poco frecuentes y podrían ser originados por recombinaciones al azar.

Algunas veces se considera la estructura de una zona de hibridación como parte de la definición. Tal es el caso de Endler (1977), quien define a una zona de hibridación como "una banda estrecha, dentro de la cual se encuentra gran variabilidad de la adaptación, y de la morfología en la zona de máximo cambio genético, con relación a aquellas regiones menos cambiantes de una clina". En la gran mayoría de las ocasiones se ha interpretado una zona de hibridación como un sinónimo de una clina, por lo que representaría un gradiente o gradientes de un carácter fenotipo medible (Barton y Hewitt 1985).

## Origen de las zonas de hibridación

Para explicar el origen de las zonas de hibridación se han propuesto dos escenarios (Mayr 1963): uno sugiere las zonas de hibridación primaria, la cual tiene un origen *in situ* en respuesta a los efectos de la variación espacial y a los ambientes heterogéneos (Harrison 1990, Durrett *et al.* 2000). Las zonas de hibridación primarias, se crean cuando se desarrollan diferencias de los caracteres dentro de poblaciones que se encuentran distribuidas de manera continua. Este patrón de distribución persiste a lo largo del proceso de diferenciación y ocurre aún ante la presencia de intensos niveles de flujo génico (Endler 1977). Un ejemplo típico de una zona de hibridación primaria, es el caso de los pastos *Agrostis* y *Anthoxanthum*, que viven en suelos muy contaminados por metales pesados (Antonovics y Bradshaw 1970).

Una zona de hibridación secundaria se forma cuando dos grupos de distribución previamente alopátrica y que, ya se han diferenciado, expanden su distribución geográfica y entran en contacto secundario, hibridizándose. Un ejemplo de una zona de hibridación secundaria, es el caso del ratón común *Mus musculus* y *M. Domesticus* (Hunt y Selander 1973).

Se considera generalmente que los contactos secundarios representan el origen de la mayoría de las zonas de hibridación. Se piensa que muchas de las zonas de hibridación de Europa son el resultado de cambios de distribución, debidos a variaciones ambientales, en especial desde la última glaciación (Hewitt 1988). Sin embargo, es imposible determinar si una zona de hibridación es de origen primario o secundario, estudiando solamente los patrones de distribución geográfica, genética o ecológica, a menos que se tenga información sobre el proceso histórico (Endler 1982).

Otra posibilidad que puede ayudar a explicar el origen de una zona de hibridación es el efecto de la perturbación humana, que origina "hábitats híbridos" (Anderson 1948) creando situaciones ecológicas nuevas (Moore 1977). Esta posibilidad, puede explicar la formación de zonas de hibridación recientes y pudiera convertirse en un factor muy importante para el futuro, debido a la creciente perturbación que el hombre provoca en el ambiente (Kohlmann *et al.* 1988).

### **Mantenimiento de las zonas de hibridación**

Las zonas de hibridación pueden ser clasificadas en transitorias y estables. En el primer caso, una zona de hibridación se pudo haber formado posteriormente de que se diera el contacto secundario; después de un cierto tiempo, una fusión a través de hibridación introgresiva, eliminaría cualquier diferencia entre los tipos originales (Short 1969). Una situación un poco distinta es la representada por alelos ventajosos, éstos se extienden a una velocidad constante, hasta cubrir la totalidad de la distribución de la especie (Endler 1977). Otra posibilidad es que la selección actúe en contra de los híbridos, reduciendo y, eventualmente eliminando el entrecruzamiento (Szymura y Barton 1986, Szymura 1991).

Las zonas de hibridación estables se pueden mantener por tres diferentes mecanismos propuestos. El primero es la superioridad o vigor híbrido. Anderson (1948), ha indicado que muchos casos de hibridación en plantas se encuentran asociados a perturbaciones del medio causadas por el hombre, creando nuevos ambientes que son favorables para los híbridos. Él propone que la recombinación de los tipos parentales preadapta a los híbridos a estos "hábitats híbridos". Moore (1977) presenta un caso de un pez partenogénico *Poeciliopsis monacha-occidentalis*, que se distribuye ampliamente por el noroeste de México, este pez parece ser un híbrido de *P. monacha* y *P. occidentalis*. La

lógica del planteamiento de la superioridad híbrida se basa en el hecho de que muchas malezas son partenogénicas y que los factores ecológicos son los de mayor importancia para determinar la adaptación de estos híbridos (Moore 1977).

El segundo mecanismo que puede mantener a una zona de hibridación es la desventaja de los híbridos. En este caso se propone la existencia de un equilibrio dinámico entre la selección, en contra de los híbridos y la inmigración y el entrecruzamiento de las formas parentales. Esta teoría fue propuesta por primera vez por Bazykin (1969), quien demostró la estabilidad de este tipo de zonas utilizando un modelo de un locus con dos alelos, en donde la migración ocurría entre áreas con frecuencias génicas localmente diferenciadas y la selección actuando en contra de los heterocigotos. La parte teórica de este modelo ha sido ampliamente estudiada por Barton (1983). Algunos ejemplos en donde se ha aplicado este modelo incluye el caso de las ranas *Litoria ewingi* y *L. paraewingi* (Littlejohn 1976); *Rana* (Sage y Selander 1979) y *Pseudophryne* (Woodruff 1981); en los sapos *Bombina bombina* y *B. Variegata* (Szymura y Barton 1986, Szymura 1991).

El tercer factor puede explicarse por la existencia de diferentes procedimientos selectivos que favorezcan o aumenten la adaptación de ciertos grupos en áreas determinadas, formando razas localmente adaptadas, con complejos génicos característicos y que formarán zonas de hibridación restringidas a las áreas de contacto, sin difundirse al resto de la población (Moore 1977). Un ejemplo de esta situación se encuentra representado por la clina del melanismo industrial en la palomilla *Biston betularia* (Bishop 1972) y por varias especies de pastos de los géneros *Agrostis* y *Anthoxanthum* (Antonovics y Bradshaw 1970).

## Estructura interna de una zona de hibridación

La estructura interna de una zona de hibridación puede ser muy compleja, pues frecuentemente refleja una distribución desigual de ambientes y recursos (Harrison 1993). Generalmente las zonas de hibridación describen una transición de los caracteres o frecuencias diferenciales de un carácter los cuales pueden ayudar a reconocer a los híbridos. En estos casos, cada clina es interpretada como el resultado de un contacto secundario entre formas previamente alopátricas (Barton y Hewitt 1985).

Por otro lado, Howard (1982, 1986) y Harrison (1986, 1990) sugieren que las zonas de hibridación también pueden representar un mosaico de frecuencias de genotipos, de modo que la estructura genética va a estar dada por la adaptación de los distintos parentales y de los híbridos a diferentes ambientes. Por lo tanto una zona de hibridación del tipo mosaico puede tener parches de poblaciones de especies puras y de híbridos, o bien, poblaciones mixtas constituidas por híbridos con morfologías intermedias y de los parentales (Howard *et al.*, 1997). Los patrones de variación generados por este tipo de distribución discontinua pueden ser considerados como una evidencia de la importancia de la heterogeneidad ambiental que en determinado momento puede establecer la posición y mantenimiento de la zona (Barton y Hewitt 1989).

Un ejemplo de una zona de hibridación de tipo mosaico es el reportado por Shoemaker (1996) en la hormiga de fuego *Solenopsis invicta* y *S. richter*. Otro estudio en donde se reporta una distribución del tipo mosaico para una zona de hibridación es el referente a los grillos *Gryllus firmus* y *G. Pennsylvanicus* (Harrison y Rand 1989).

Los dos tipos principales de estructuras de una zona de hibridación son; la que está dada por la variación clinal y la del tipo mosaico (Fig. 1). Ambos incorporan el efecto de la selección a las interacciones genotipo-ambiente (Moore 1977, Howard 1982, 1986,

Harrison 1986). Estas interacciones determinan la estabilidad de una zona de hibridación, lo cual se refleja en el éxito que presentan los genotipos híbridos.

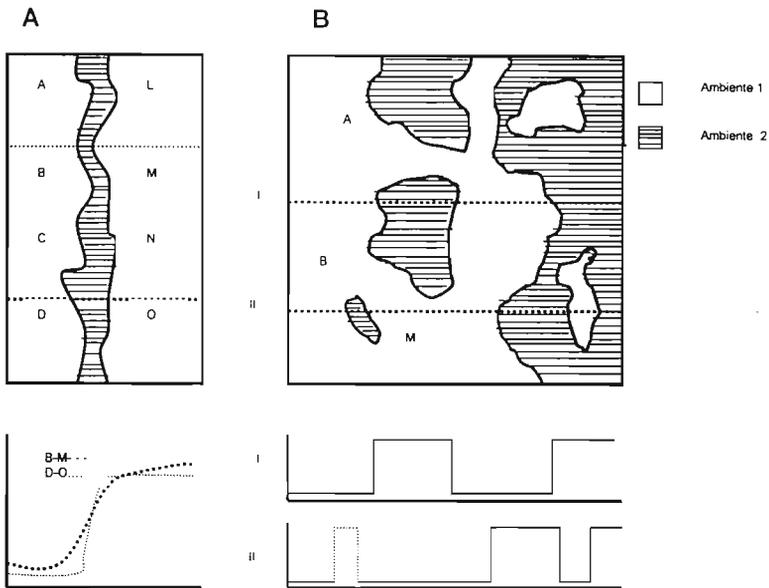


Figura 1. Dos modelos de la estructura de una zona de hibridación. (A) Un modelo de variación clinal; (B) Modelo de distribución en mosaico (tomado de Harrison 1990).

Se observa a la izquierda (A) de la figura 1, una zona de hibridación estrecha en donde existe una concordancia de caracteres en dos zonas (B-M y D-O). En la grafica inferior se representan las clinas paralelas que se derivan de ambas zonas. En la figura de la derecha (B) se muestra un modelo del tipo mosaico, con una distribución desigual de diferentes genotipos debido a la asociación genotipo-ambiente. Se puede ver la heterogeneidad ambiental señaladas con los dos ambientes. En la parte inferior se representan las graficas (I, II) de las dos zonas, en donde se observan las fluctuaciones en la variación genética asociada con los dos ambientes.

Las zonas de hibridación han generado varias teorías sobre especiación y otros procesos evolutivos. Por otro lado, son laboratorios insustituibles para el estudio de otro tipo de procesos como el aumento de las tasas de mutación, la coadaptación del genoma, entre otros. A pesar de que muchas de estas zonas han sido estudiadas en detalle, la gran mayoría de los análisis se han centrado en diferentes aspectos genéticos y muy pocos, han investigado la relación que guardan estas zonas con factores ecológicos. Este sería un aspecto interesante de estudiar en México, donde existen muchas zonas de contacto de diferentes organismos relacionadas con ecotonos.

### **Hibridación en el género *Quercus***

El género *Quercus* es un grupo que presenta una alta frecuencia de hibridación entre especies (Van Valen 1976). Diferentes autores han discutido el papel de la hibridación como uno de los procesos importantes dentro de la evolución de los encinos (Van Valen 1976, Whittemore y Schaal 1991, Nason *et al.* 1992). Se han descrito en numerosos trabajos los patrones de variación morfológica que demuestran la hibridación entre especies de encinos (Stebbins *et al.* 1947, Dodd *et al.* 1993, Jensen *et al.* 1993, Bacilieri *et al.* 1996a, Bacon y Spellenberg 1996, González-Rodríguez *et al.* 2004, Tovar-Sánchez y Oyama 2004).

Existen, además, estudios detallados que muestran los patrones y la frecuencia de los intercambios genéticos nucleares y citoplasmáticos entre especies, sobre todo en los encinos blancos de Europa y el Norte de América (Dumolin-Lapègue *et al.* 1999, Dodd y Kashani 2003). Los resultados de estos estudios describen la introgresión citoplasmática entre algunas especies de encinos que son simpátricas en varios sitios (Dumolin-Lapègue *et al.* 1999). Por otro lado, también se ha documentado la estructura genética entre varias

especies de encinos, utilizando marcadores moleculares del núcleo e isoenzimas (Hokanson *et al.* 1993, Bodènes *et al.* 1997, Howard *et al.* 1997, Coart *et al.* 2002, Craft *et al.* 2002, Dodd y Kashani 2003).

A pesar de que hay la percepción de que la hibridación es un fenómeno bien documentado entre los encinos, en realidad son muy pocos los trabajos en donde se documenta la estructura de una zona de hibridación. Howard *et al.* (1997) describen una zona de hibridación de tipo mosaico entre *Quercus grisea* y *Q. gambelli* en Nuevo México. También Tovar-Sánchez y Oyama (2004) consideran una zona de hibridación del tipo mosaico entre *Q. crassifolia* y *Q. crassipes*. Por otro lado, González-Rodríguez *et al.* (2004) describen el fenómeno de hibridación entre *Q. affinis* y *Q. laurina* en varios sitios dentro de la zona de traslapamiento en toda el área de distribución de estas dos especies en México. Otro tipo de estudios realizados en una zona de hibridación lo presentan Bacilieri *et al.* (1996b), quienes demuestran la polinización asimétrica en un sitio local entre *Q. petraea* y *Q. robur*.

En la tabla 1 se presentan algunos de los trabajos de hibridación y de las zonas de hibridación que se han descrito para los encinos. En la mayor parte de los trabajos se reporta evidencia morfológica y molecular de la hibridación concerniente a algunos pares de especies de encinos. Sin embargo, solo en pocos estudios se presenta la evidencia morfológica que argumenta la hibridación. También se puede apreciar que son pocos los trabajos en donde se documenta la estructura de la zona de hibridación, quizás esto se deba a que la mayor parte de los estudios son enfocados a la identificación de los procesos de hibridación y especiación. En los pocos trabajos en donde se describe la estructura de la zona de hibridación se analizan varios sitios dentro del área de traslapamiento, casi siempre a través de transectos que cubren toda el área de

distribución geográfica de los híbridos. Sin embargo, es necesario incluir estudios locales y detallados de cada población de híbridos, usando análisis morfológicos y moleculares para obtener un mejor entendimiento de la estructura de las zonas de hibridación. Es necesario poder conocer los procesos morfológicos y evolutivos en el centro de una zona de hibridación, ya que parece ser que ahí es donde se lleva a cabo la dinámica evolutiva.

Tabla 1. Estudios de hibridación en encinos (*Quercus*).

Especies	Evidencia (a)	Procesos	Estructura de la zona de hibridación	Referencias
<i>Q. marilandica/ilicifolia</i>	M	Hibridación	NO	Stebbins <i>et al.</i> (1947)
<i>Q. alba</i>	C, M, R	?	NO	Whittemore y Schaal (1991)
<i>Q. macrocarpa</i>	C, R	?	NO	Whittemore y Schaal (1991)
<i>Q. kelloggii/wislizenii</i>	N	Introgresión, Hibridación	NO	Nason <i>et al.</i> (1992)
<i>Q. agrifolia/wislizenii</i>	BQ	Hibridación	NO	Dodd <i>et al.</i> (1993)
<i>Q. rubra/ellipsoidalis</i>	M	Hibridación	NO	Jensen <i>et al.</i> (1993)
<i>Q. petraea/robur</i>	E	Flujo génico, Introgresión	NO	Bacilieri <i>et al.</i> (1996)
<i>Q. conzattii/eduardii</i>	M	Introgresión	NO	Bacon y Spellenberg (1996)
<i>Q. grisea/gambelii</i>	M, N	Hibridación	Mosaico	Howard <i>et al.</i> (1997)
<i>Q. petraea/robur</i>	C, M	Flujo génico, Introgresión	NO	Dumolin-Lapegue <i>et al.</i> (1999)
<i>Q. pyrenaica/pubescens</i>		Introgresión citoplasmática.		
<i>Q. douglasii/lobata</i>	M, N	Hibridación	NO	Craft <i>et al.</i> (2002)
<i>Q. affinis/aurina</i>	M, N	Hibridación	NO	Gonzalez-Rodriguez <i>et al.</i> (2004)
<i>Q. crassipes/crassifolia</i>	M, N, E	Hibridación	Mosaico	Tovar-Sanchez y Oyama (2004)

(a) BQ = Bioquímica; C = DNA de Cloroplasto; E = Ecológica; M = Morfológica; N = DNA Nuclear; R = DNA Ribosomal; ?=No existe dato.

## El género *Quercus* en México

México es considerado el centro de diversidad del género *Quercus* en el Hemisferio Occidental. Nixon (1993a) estima que en México deben existir entre 135 y 150 especies de encinos, con 86 de ellas endémicas. De éstas, 55 especies son encinos rojos, con 41 de ellas endémicas. Diversos factores como la topografía, el clima y el tipo de hábitat han tenido una influencia importante en el proceso de radiación y mantenimiento de la diversidad de especies en esta región (Nixon 1993a).

Existen granos de polen fósil que muestran que el género *Quercus* existió desde el Eoceno medio a tardío (Martínez-Hernández 1980). En el Oligoceno se presenta la

primera radiación adaptativa del género *Quercus*, aumentando de manera considerable su diversidad y abundancia y es también en este periodo cuando se originan los subgéneros actuales de *Quercus* (Daghlian y Crepet 1983). Se sugiere que las variables climáticas (precipitación, humedad, temperatura) que se desarrollaron después de la transición Eoceno-Oligoceno en el Norte de América marcaron la evolución y migración del género *Quercus* (Borgart y Pigg 1999). La historia de los encinos en México fue probablemente caracterizada por periodos de cambio, expansiones y contracciones, provocadas por pulsaciones climáticas, generando la posibilidad de un proceso de especiación por aislamiento reproductivo y posteriormente el incremento en su intervalo de distribución, seguido de un contacto secundario provocando el rompiendo de las barreras del aislamiento entre los taxa (Bacon y Spellenberg 1996).

### **Hibridación en el género *Quercus* en México**

Se han identificado en México varios complejos de híbridos compuestos principalmente por encinos rojos (Valencia 1994, Bacon y Spellenberg 1996, Howard *et al.* 1997, González-Rodríguez *et al.* 2004, Tovar-Sánchez y Oyama 2004). Uno de estos complejos se compone de seis especies, *Quercus crassifolia*, *Q. rubramenta*, *Q. crassipes*, *Q. mexicana*, *Q. affinis* y *Q. laurina* (Fig. 2). Se ha registrado que en los herbarios existe un mayor número de ejemplares con características intermedias entre *Q. affinis* y *Q. laurina* que entre el resto de las especies del complejo, lo que puede indicar que existe una alta actividad de intercambio genético entre éstas (Valencia 1994).

*Quercus laurina*, además de mantener una hibridación con *Q. affinis*, también es probable que se hibridice con otras cuatro especies de encinos rojos (Fig. 2). Valencia (1994) al hacer un estudio de la morfología, la fenología y un análisis histológico-

anatómico de *Q. affinis* y *Q. laurina*, revela que se trata de dos especies bien diferenciadas en ciertas zonas de su área de distribución, pero con una zona de alta hibridación. Sus resultados sugieren que son pocos los caracteres que diferencian a ambas especies a lo largo de su distribución geográfica.

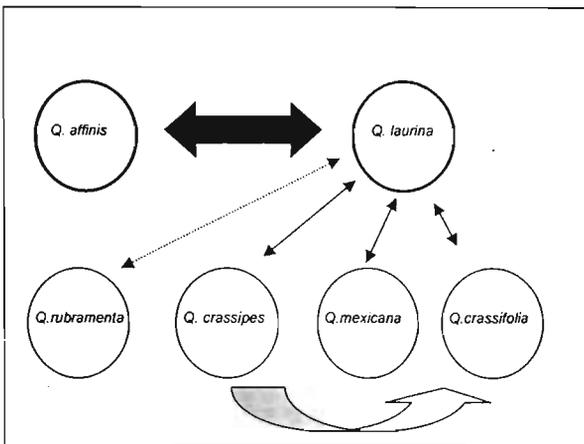


Figura 2. Hipótesis acerca de las interacciones genéticas de *Q. laurina* con otros encinos (Valencia 1994).

Los individuos que presentan características mezcladas (i.e. híbridos) se ubican en dos zonas principalmente: el este del eje Neovolcánico Transversal y el norte de Oaxaca (Valencia 1994). La primera zona aparentemente tiene una mayor área ocupada por individuos intermedios que la segunda (González-Rodríguez *et al.*, 2004). Los individuos típicos de *Q. affinis* se localizan en la Sierra Madre Oriental con un intervalo de altitud que va de los 1600 a los 2800 m, mientras que los típicos de *Q. laurina* se localizan preferentemente en la Sierra Madre del Sur y oeste del Eje Neovolcánico Transversal, con un intervalo de altitud que va de los 2240m a los 3065m (Fig. 3).

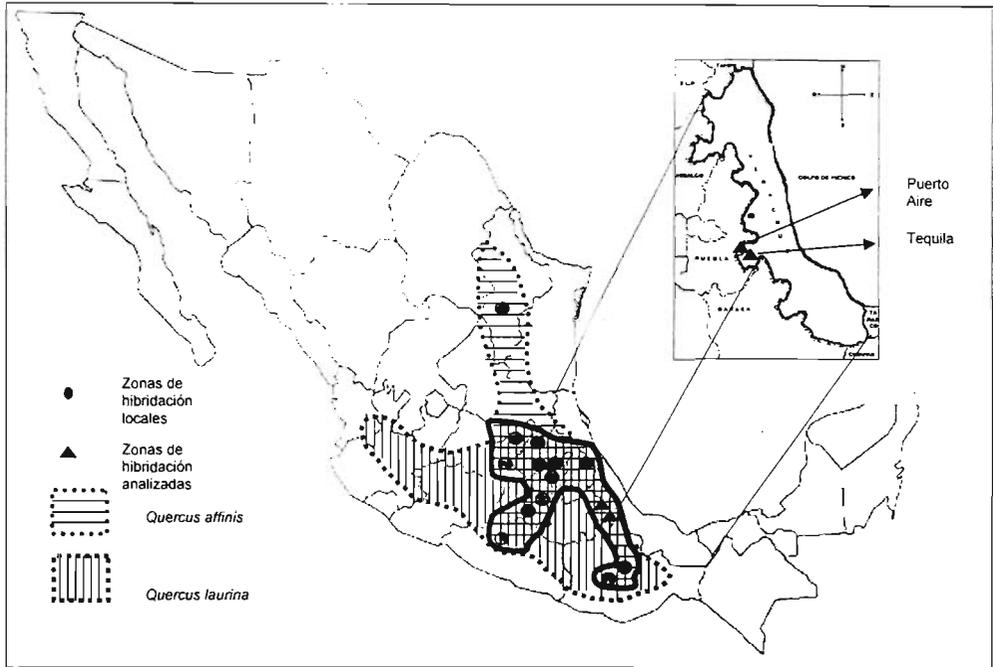


Figura 3. Mapa de distribución de *Q. affinis* y *Q. laurina*. Los triángulos representan las zonas híbridas locales analizadas; los círculos representan los sitios en donde se han encontrado poblaciones híbridas (Modificado de González-Rodríguez *et al.* 2004).

### Hipótesis para explicar la distribución y comportamiento del complejo *Q. affinis* X *Q. laurina*

Los patrones geográficos de variación morfológica de *Q. affinis* y *Q. laurina* resultan de la hipótesis de divergencia por aislamiento reproductivo (*Q. affinis* en la sierra Madre Oriental y *Q. laurina* en la Sierra Madre del Sur). Partiendo de que los individuos de ambas especies se desarrollan en sitios de clima mésico a templado frío y conociendo que el género *Quercus* es de origen boreal, Valencia (1994) propuso que el grupo ancestral que originó el complejo *Q. affinis* x *Q. laurina*, posiblemente llegó a México durante el Mioceno, utilizando como corredor las elevaciones de la Sierra Madre Oriental. Con las condiciones

climáticas imperantes en el Mioceno, y la cordillera oriental como corredor, posiblemente el grupo ancestral de *Quercus affinis* y *Q. laurina* se desplazó hacia el sur y pudo alcanzar un intervalo de distribución casi continuo hasta Chiapas y Guatemala (Fig. 4a).

Posteriormente para que el grupo ancestral alcanzara la Sierra Madre del Sur se debió dar un periodo de incremento de temperatura y humedad ligeramente mayor al actual, produciendo así el desplazamiento del ancestro hacia el norte y occidente, utilizando en este caso la Sierra Madre del Sur como corredor, en sentido inverso al que utilizó cuando se desplazó por la Sierra Madre Oriental (Fig. 4b) (Valencia 1994). Esta propuesta es apoyada por el número de especies de encinos que el estado de Guerrero comparte con Chiapas que es mayor (14 de 30 especies) que el que comparte con los estados del centro, este y noreste del país (Valencia 1989).

Poco tiempo después se pudo haber presentado un evento vicariante que dejara aisladas, por un lado a las poblaciones de encinos de este grupo de la Sierra Madre del Sur que especiaron en *Quercus laurina*; por otro lado, dejó aisladas las poblaciones de la Sierra Madre Oriental que especió en *Q. affinis* (Fig. 4c).

El momento en que se pudo haber dado el evento vicariante tuvo que haber sido en el Plioceno medio o tardío, después de que la especie ancestral hubiera alcanzado una distribución amplia y antes de que las especies ya formadas volvieran a quedar en contacto en el norte de Oaxaca y en el Este del Eje Neovolcánico Transversal. Después de la especiación, *Q. laurina* pudo haber aumentado su área de distribución y pudo darse un primer contacto con las poblaciones que especiaron en *Q. affinis* en el norte de Oaxaca, produciendo poblaciones híbridas en esta zona (Fig. 4d). En las etapas del Plioceno y Pleistoceno hubo fuertes pulsaciones climáticas, esto propició que se diera una segunda radiación adaptativa y diversificación en los encinos (Valencia 1994). A las

condiciones climáticas que favorecieron aparentemente la diversificación de los encinos, se puede sumar la aparición y evolución de los roedores, particularmente ardillas, las cuales se presume coevolucionaron con algunos grupos de fagáceas jugando el papel de dispersoras (ver Jones 1986).

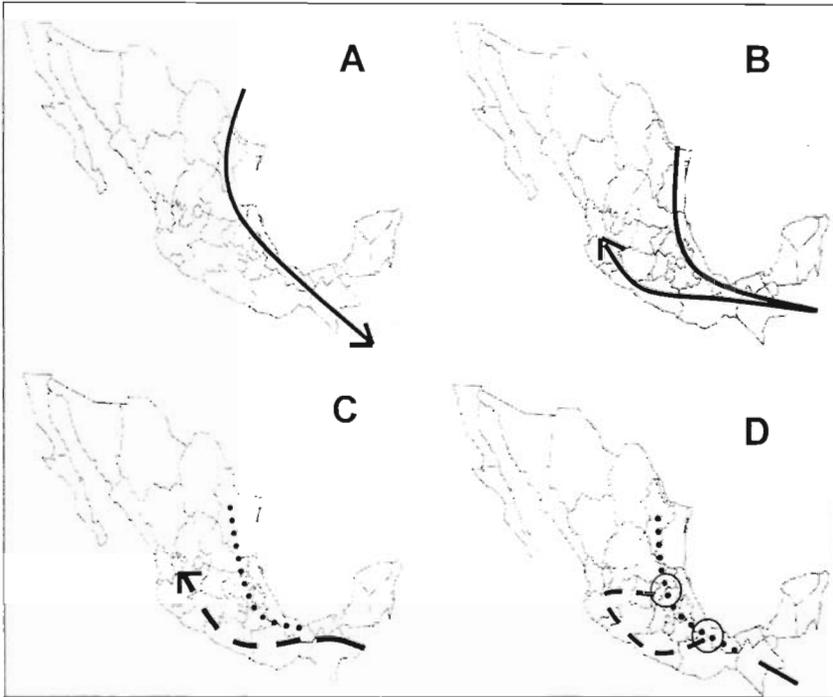


Figura 4. Posible ruta de distribución del complejo *Q. affinis*-*Q. laurina*. A. Llegada del grupo ancestral desde el sureste de Estados Unidos. B. Migración de poblaciones del grupo ancestral hacia el norte, hasta alcanzar el Eje Neovolcánico Transversal. C. Evento vicariante que dejó aisladas las poblaciones que dieron origen a *Q. affinis* (.....) y *Q. laurina* (- - - -). D. Aumento de distribución de *Q. affinis* y *Q. laurina* quedando en contacto, primero en el norte de Oaxaca y posteriormente en la parte Este del Eje Neovolcánico Transversal (Modificado de Valencia 1994).

La disponibilidad de hábitat y las pulsantes condiciones climáticas del Pleistoceno pudieron conducir a desplazamientos de las poblaciones hacia latitudes y altitudes mayores y posteriormente hacia latitudes y altitudes menores, aislando y dejando en contacto de manera intermitente, repetidas veces, las poblaciones de *Q. affinis* y

*Q. laurina*. Así pudieron producirse, en los casos de aislamiento, una tendencia hacia la especiación como respuesta a las condiciones ambientales a las que estaba sujeta la población, seguida en el caso de contacto, de un incremento en la variabilidad de la especie debida al rompimiento del aislamiento reproductivo (Valencia 1994).

González-Rodríguez *et al.* (2004) evidencian la presencia de encinos híbridos del complejo *Q. laurina* x *Q. affinis* en varias zonas entre los límites del área de distribución de estas dos especies (Fig. 3). Estos autores analizan morfológica y molecularmente 16 sitios, dos de éstos son poblaciones representativas morfológicamente de *Q. affinis*, otros dos de *Q. laurina* y 12 poblaciones a todo lo largo de la zona de traslapamiento, sobre el Eje Neovolcánico Transversal y norte de Oaxaca. Los resultados sugieren que existe una intergradación entre *Q. affinis* y *Q. laurina* en la zona de traslapamiento. Los patrones de variación coinciden con la hipótesis del contacto secundario del origen de la intergradación de ambas especies.

Para continuar con un estudio más específico de la estructura espacial de la zona de hibridación entre *Q. affinis* y *Q. laurina*, es necesario delimitar una o dos poblaciones de híbridos y analizarlas. Futuyama y Shapiro (1995) argumentan que es importante estudiar varios taxa en diferentes situaciones para poder correlacionar las diferencias de las estructuras en las zonas de hibridación tomando en cuenta características como la edad y la estructura de la población.

Por esto, en este trabajo se midieron los atributos foliares de los híbridos que componen dos zonas de hibridación locales (Fig. 3), con el propósito de robustecer las evidencias que muestran que la hipótesis de que el contacto secundario es el factor causante de la zona de hibridación entre *Q. affinis* y *Q. laurina*, además de documentar de una manera más fina la estructura espacial de una zona de hibridación local.

### **Objetivos**

Conocer la estructura interna de dos zonas de hibridación locales, de los híbridos de *Quercus laurina* y *Q. affinis*, mediante un análisis morfológico de las hojas.

En tanto que los objetivos particulares son los siguientes:

- 1) Analizar los patrones de variación morfológica del complejo *Q. laurina*, *Q. affinis*, en Tequila y Puerto Aire Ver.
- 2) Inferir en los procesos que pudieran originar los patrones de variación observados en ambas zonas.

## MATERIALES Y METODOS

### Sistema de estudio



Figura 5. Morfología foliar representativa de *Q. laurina*.

*Quercus laurina* Humb. & Bonpl. es un árbol de 10-20 m, tronco de 40 cm de diámetro o más. Corteza escamosa en piezas pequeñas de color gris oscuro, a veces café rojizo o casi negro. Frutos bianuales, solitarios o en pares, los pedúnculos de 2-4 mm de grueso. Cúpula hemisférica, bellotas cortamente ovoides. La foliación ocurre en marzo-abril, florece en abril-mayo. Fructifica en septiembre-diciembre (para una descripción detallada ver Valencia 1994). La morfología foliar se observa en la Fig. 5.

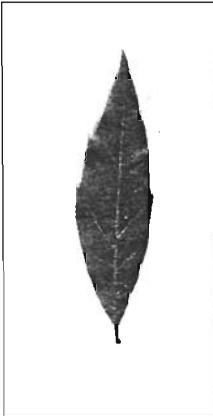


Figura 6. Morfología foliar representativa de *Q. affinis*.

*Quercus affinis* Scheid. es un árbol perennifolio hasta de 20-25 m y 50-100 cm de diámetro. Corteza escamosa, en piezas más o menos pequeñas, pero con apariencia muy rugosa en árboles viejos, de color café grisáceo oscuro o gris oscuro y casi negro. Frutos bianuales, generalmente solitarios. Cúpulas hemisféricas o en forma de copa, bellotas de ovoides hasta ancha o largamente elípticas (para una descripción detallada ver Valencia 1994). La morfología foliar se observa en la Fig. 6.

Los principales caracteres morfológicos que distinguen a *Q. laurina* y *Q. affinis* se presentan en la Tabla 2.

Tabla 2. Principales caracteres morfológicos que distinguen a *Q. affinis* y *Q. laurina* (Valencia 1994).

Carácter	<i>Q. affinis</i>	<i>Q. laurina</i>
Ramillas	De 1-2.5 (-2.8)mm de diámetro, laxamente pubescentes a casi glabras.	De 0.9-2 (-3.7)mm de diámetro, pubescentes o glabrescentes.
Yemas	Generalmente conoidales, ovoides, 2-4 (-5.5)mm de largo, (0.5-)1-1.5 (-2)mm de diámetro.	En su mayoría ovoides o globosas, rara vez conoidales, de (1-)1-3.5(-4)mm de largo, 1-2(-2.5)mm de diámetro.
Hojas maduras	Angostamente lanceoladas, elípticas o elíptico-lanceoladas, 3.12-3.56 veces más largas que anchas.	Lanceoladas u ovadolanceoladas, elípticas o elíptico-lanceoladas, en su mayoría 2.67-3.11 veces más largas que anchas.
Grosor de la vena media	Moderado con relación al ancho de la hoja.	Delgado con relación al ancho de la hoja.
Angulo de divergencia de las venas secundarias	Agudo-estrecho a moderado.	Agudo-amplio
Curso de las venas secundarias	Recto u ocasionalmente curvo abrupto.	Curvo uniforme
Glándulas	Sin pelos glandulares vermiformes	Ocasionalmente con pelos glandulares vermiformes.
Nervaduras en el envés	Nervaduras secundarias y terciarias planas e inconspicuas	Nervaduras secundarias y terciarias formando un retículo más o menos conspicuo.
Tricomas	Número de radios promedio por pelo fasciculado estipitado: 13.7 (7-26).	Número de radios promedio por pelo fasciculado estipitado: 10.7 (7-16).

### Selección de las zonas de hibridación y procedimientos de muestreo

Se identificaron las zonas de traslapamiento geográfico entre estas dos especies (Fig. 3), para lo cual se tomaron en cuenta las localidades en donde se han colectado tanto *Q. laurina* como *Q. affinis*. Las zonas elegidas fueron Tequila y Puerto Aire, Veracruz, México (Tabla 3, Fig. 3), por las siguientes razones: i) son sitios locales en donde según Valencia (1994), se pudo haber dado el primer contacto entre *Q. affinis* y *Q. laurina*; ii) estas localidades constituyen zonas de hibridación muy antiguas (Valencia 1994) y posiblemente en ellas se éste llevando a cabo el proceso de hibridación; iii) se escogieron

dos poblaciones con la intención de compararlas entre sí, pues cabe la posibilidad de encontrar patrones de variación morfológica, que nos indiquen procesos temporales y con esto se tendría más certeza de los resultados si hay una consistencia en ambas zonas; y iv) en estas dos zonas locales existen encinos principalmente con caracteres morfológicos intermedios entre *Q. laurina* y *Q. affinis*.

Tabla 3. Condiciones ambientales de las poblaciones muestreadas (INEGI 2003).

Población	Localización	Vegetación	Latitud	Longitud	Elevación (m)
Tequila	Orizaba, Veracruz.	Bosque de pino-encino	97° 04'	18° 43'	2000
Puerto Aire	Entre Orizaba, Veracruz y Tehuacán, Puebla.	Bosque de encino	97° 30'	18° 45'	2400

En Tequila se delimitó una parcela de 70x50m, y en Puerto Aire una de 100x40m. Se marcaron todos los encinos localizados dentro de ambas parcelas. A cada individuo se le midió el diámetro del tronco y cuando se presentaba más de un tronco se tomó el diámetro del tronco más grande. Se registraron las coordenadas de cada individuo dentro de las parcelas para conocer su ubicación. Se colectaron ramas de los árboles en ambos sitios y se prensaron. De cada rama prensada se eligieron 20 hojas al azar y a cada hoja se le tomaron once medidas de caracteres morfológicos (Fig. 7). Las medidas foliares que se registraron fueron las siguientes: *largo total* (LT), *largo de la lámina* (LL), *largo del peciolo* (LP), *ancho máximo* (AM), *distancia de la base al ancho máximo* (BAM; ver Fig. 7), *distancia de la base a la primera arista* (B1A), *distancia de la última arista a la punta de la hoja* (UAPH) y el *número de aristas* (NA). Adicionalmente, se analizaron los cocientes entre AM/LL, LP/LT y BAM/LL. Para los análisis fueron obtenidos los promedios de los valores por árbol de cada variable.

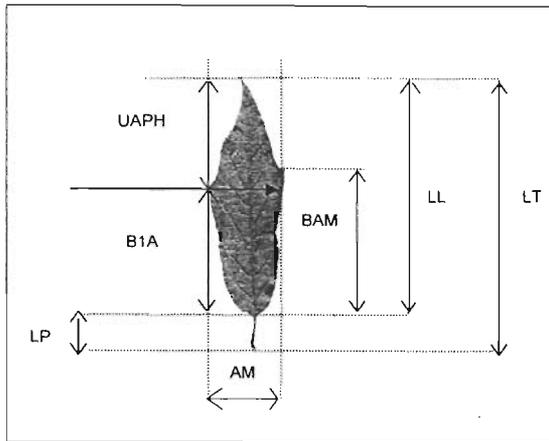


Figura 7. Indicación de las medidas que se tomaron de cada una de las hojas de los encinos. LT, largo total; LL, largo de la lámina; LP, largo del peciolo; AM, ancho máximo; BAM, distancia de la base al ancho máximo; B1A, distancia de la base a la primera arista; UAPH, distancia de la última arista a la punta de la hoja.

También se realizaron varios análisis con el objetivo de evaluar las diferencias morfológicas existentes entre los encinos de Tequila y Puerto Aire utilizando individuos representativos de *Q. affinis* y *Q. laurina*. Los datos que se ocuparon para dicho análisis fueron proporcionados por A. González-Rodríguez provenientes de poblaciones típicas del estado de Jalisco para *Q. laurina* y de Hidalgo para *Q. affinis*.

### Análisis morfológico

Se realizó un análisis de la morfología foliar de los encinos con las once variables registradas. Con la intención de conocer la estructura de tamaños de los encinos se elaboraron dos histogramas de frecuencias de los diámetros del tronco.

Para examinar los patrones de variación entre los encinos se utilizó un análisis de Componentes Principales (Sokal y Rohlf 1995). Se obtuvo una matriz de datos con los promedios de los once caracteres medidos, y posteriormente se llevó a cabo dicho

análisis. Partiendo del análisis de Componentes Principales se obtuvieron los registros con los cuales se realizó un análisis de agrupamiento (cluster analysis; SoKal y Rohlf 1995), para representar el parecido morfológico de los híbridos con sus progenitores. Este análisis se obtuvo mediante el Método de Ward y de distancias euclidianas.

Para evaluar las diferencias morfológicas que se observan entre individuos representativos morfológicamente de *Q. affinis* y *Q. laurina* con los híbridos de Tequila y Puerto Aire, se obtuvieron los estadísticos que describen la variación de los promedios de cada carácter medido, tanto en los encinos típicos como en los híbridos. Mediante un análisis de discriminantes (Sokal y Rohlf 1995) se obtuvo una matriz en donde se observan los grupos de caracteres que explican las diferencias. Este análisis se realizó con 6 variables morfológicas (LT, LL, LP, AM, BAM y NA). Se analizaron 35 árboles con morfología representativa de *Q. affinis*, 20 árboles de *Q. laurina*, 152 híbridos de Tequila y 252 híbridos de Puerto Aire. Se creó una matriz de distancias euclidianas para conocer las distancias morfológicas entre los encinos típicos y los híbridos. Por último, para conocer el parentesco morfológico de los híbridos de ambos sitios con sus progenitores típicos, se hizo análisis de agrupamiento, pero esta vez con una nueva matriz de datos de los híbridos de ambas zonas locales y los provenientes de los individuos representativos de *Q. laurina* y *Q. affinis*.

## RESULTADOS

En la figura 8a y b se ilustra la comparación de la variación morfológica que existe entre los híbridos de Tequila y Puerto Aire, y los individuos puros de *Q. affinis* y *Q. laurina*.

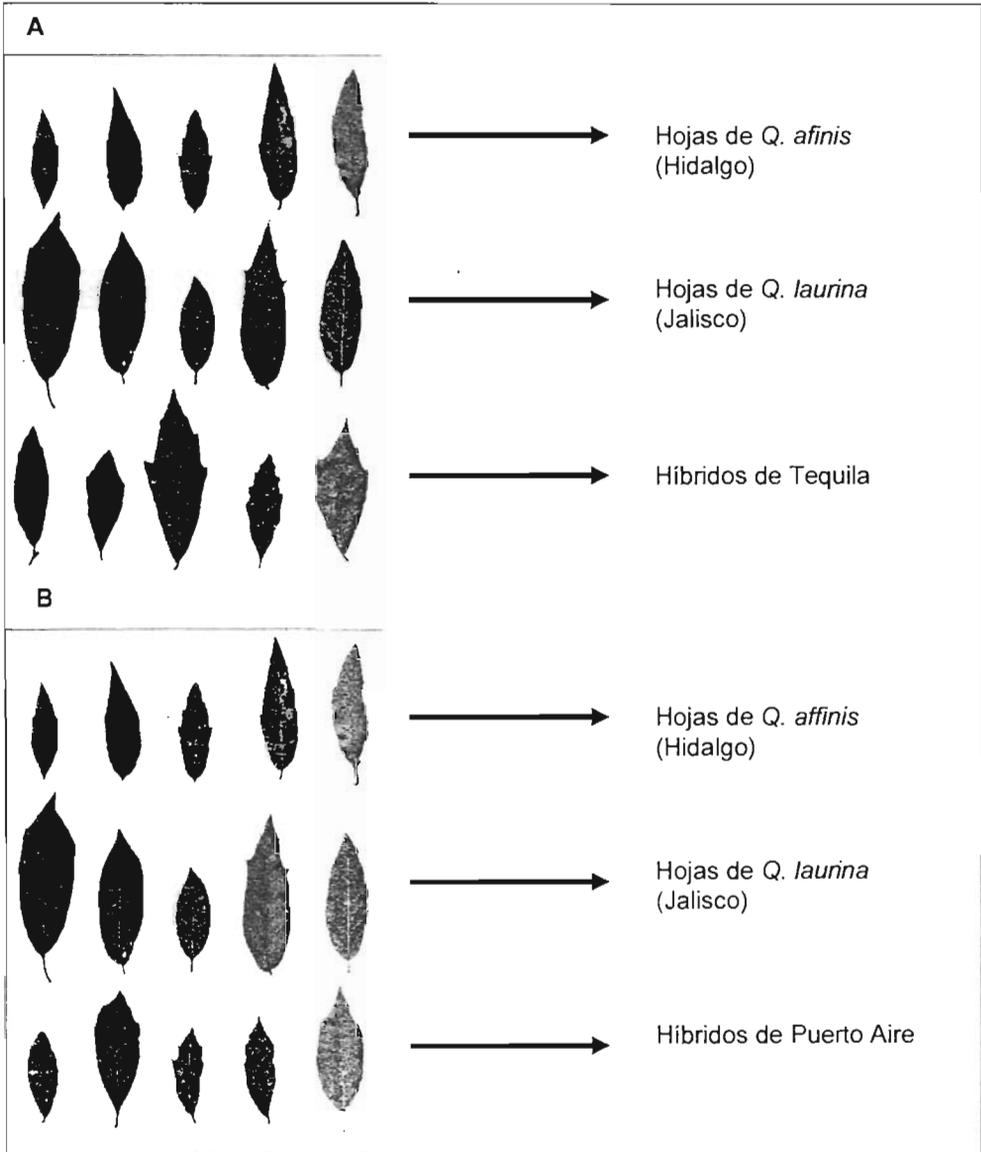


Figura 8 a, b. Hojas de los híbridos de Tequila (A) y Puerto Aire (B).

Se analizaron 152 árboles adultos en Tequila y 252 en Puerto Aire, Veracruz.

### TEQUILA, VER.

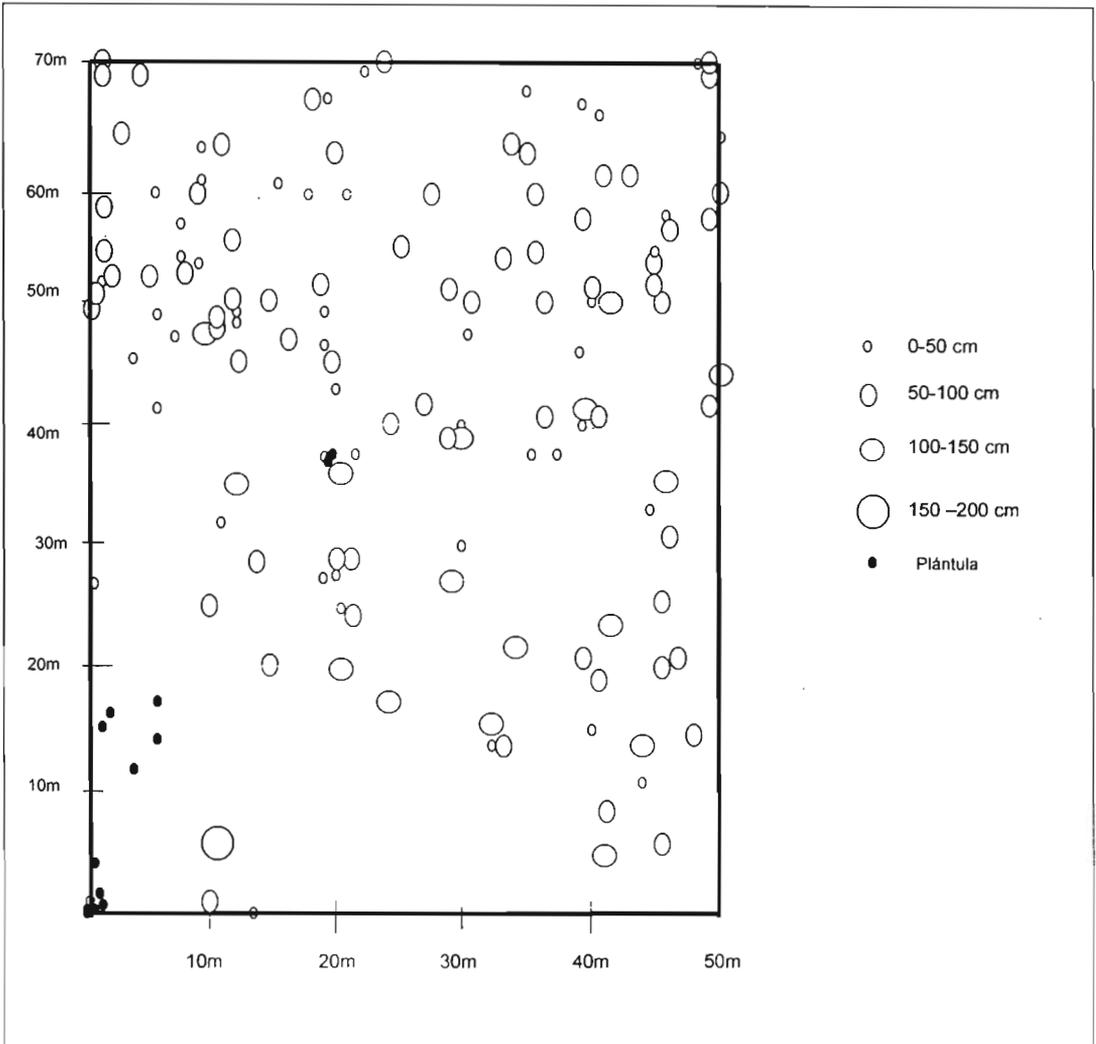


Figura 9. Mapa de localización de los 152 individuos de encinos híbridos de Tequila. El tamaño de los círculos refleja el diámetro de los individuos.

**PUERTO AIRE, VER.**

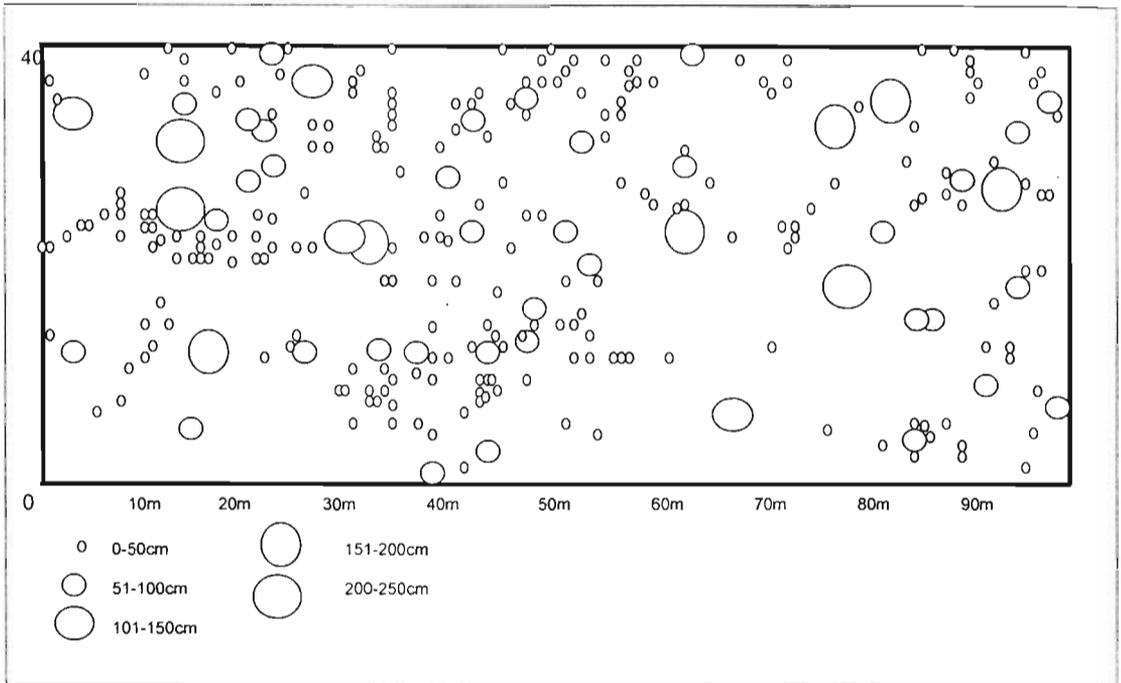
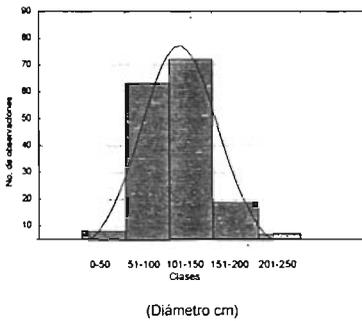


Figura 10. Mapa de localización de los 252 individuos de encinos híbridos de Puerto del Aire, Veracruz. El tamaño de los círculos refleja el diámetro de los organismos.

En las Figs. 9 y 10 se registran la ubicación de los encinos híbridos de ambas zonas. Se observa que en el sitio de Puerto Aire existen más encinos que se encuentran dentro del intervalo de 0 a 50 cm.

La estructura de tamaños de ambas poblaciones se observa en la Fig. 11. En Tequila, la mayoría de los encinos de estas especies están localizados en los intervalos de 51 a 100 y 101 a 150 cm de diámetro; es decir, predominan los individuos con tamaños intermedios (Fig. 11a). Por su parte en la población de encinos de Puerto Aire prevalecen los individuos que van de 0 a 50 y 51 a 100 cm de diámetro (Fig. 11b).

a) Tequila



b) Puerto Aire

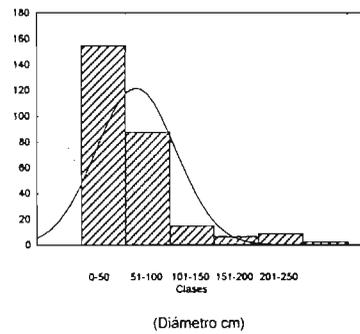


Figura 11. Histograma de frecuencias de tamaño de los encinos híbridos de a) Tequila y b) Puerto Aire, Ver.

Con los promedios obtenidos para cada uno de los caracteres medidos de las dos poblaciones se realizó la estadística descriptiva (Tabla 4).

Tabla 4. Promedios de los caracteres morfológicos que se analizaron en las hojas de 152 encinos de Tequila y 252 de Puerto Aire, Ver.

Carácter morfológico	Abreviatura	Tequila	Puerto Aire
Longitud total de la hoja (mm)	LT	107.72 ± 36.2	89.02 ± 19.95
Longitud de la lamina (mm)	LL	100.86 ± 32.30	83.0 ± 19.19
Longitud del peciolo (mm)	LP	7.08 ± 4.69	5.96 ± 2.37
Ancho máximo (mm)	AM	41.9 ± 24.78	38.44 ± 18.93
Distancia de la base al ancho máximo (mm)	BAM	57.5 ± 21.39	47.29 ± 13.08
Distancia de la base a la primer arista (mm)	B1A	29.5 ± 16.23	26.34 ± 19.36
Distancia de la última arista a la punta de la hoja	UAPH	9.0 ± 5.71	3.93 ± 4.55
	AM/LL	0.39 ± 0.09	0.44 ± 0.12
	LP/LT	0.06 ± 0.02	0.06 ± 0.02
	BAM/LL	0.56 ± 0.05	0.56 ± 0.05
Número de aristas	NA	4.99 ± 5.52	1.90 ± 2.51

Se observa que los promedios de los caracteres analizados en los encinos de Puerto Aire presentan en general valores menores que los encinos de Tequila (Tabla 4). Un resultado interesante que se presenta, es que los encinos de Puerto Aire tienen en promedio, menor número de aristas en las hojas, sin duda estos encinos tendrían una morfología foliar más parecida a *Q. laurina*, porque ésta tiene menos aristas que *Q. affinis* (Fig. 6).

Al realizar el análisis de componentes principales para los árboles de Tequila se consideraron solamente dos componentes, pues estos explicaron la mayor parte de la varianza contenida en los caracteres analizados (71.5 %; Tabla 5). El primer componente es explicado por las variables LT, LL, LP, AM, BAM, NA y AM/LL, en tanto que el segundo es explicado por B1A y UAPH (Tabla 5). Para los encinos de Puerto Aire, también se

consideraron dos componentes, explicando el 62.8 % de la varianza total. El primer componente es explicado por LT, LL, AM, BAM y AM/LL, mientras el segundo se explica por las variables LP y B1A (Tabla 5).

Tabla 5. Coeficientes de correlación entre las variables y los componentes principales.

Variable	Tequila		Puerto Aire	
	Componente 1	Componente 2	Componente 1	Componente 2
LT	<b>0.935</b>	-0.098	<b>-0.902</b>	-0.305
LL	<b>0.919</b>	-0.132	<b>-0.916</b>	-0.234
LP	<b>0.878</b>	0.149	-0.171	<b>-0.750</b>
AM	<b>0.972</b>	-0.047	<b>-0.964</b>	0.069
BAM	<b>0.949</b>	-0.057	<b>-0.960</b>	-0.161
B1A	0.274	<b>-0.742</b>	0.245	<b>-0.712</b>
UAPH	-0.319	<b>-0.735</b>	0.205	-0.643
NA	<b>0.786</b>	-0.281	-0.008	-0.446
AM/LL	<b>0.862</b>	0.093	<b>-0.769</b>	0.262
LP/LT	0.521	0.392	0.268	-0.630
BAM/LL	0.556	0.154	-0.530	0.059
Variabilidad explicada	6.457	1.413	4.585	2.335
$r^2$	0.587	0.128	0.416	0.212

Se obtuvo un diagrama de dispersión de la morfología de los encinos, derivado del análisis de componentes principales para ambos sitios. Se observa que en las dos poblaciones hay un patrón continuo de caracteres con morfologías intermedias entre los progenitores, que van desde encinos con hojas delgadas y pequeñas parecidas a *Quercus affinis* hasta encinos con hojas gruesas y grandes similares a *Q. laurina* (Fig. 12).

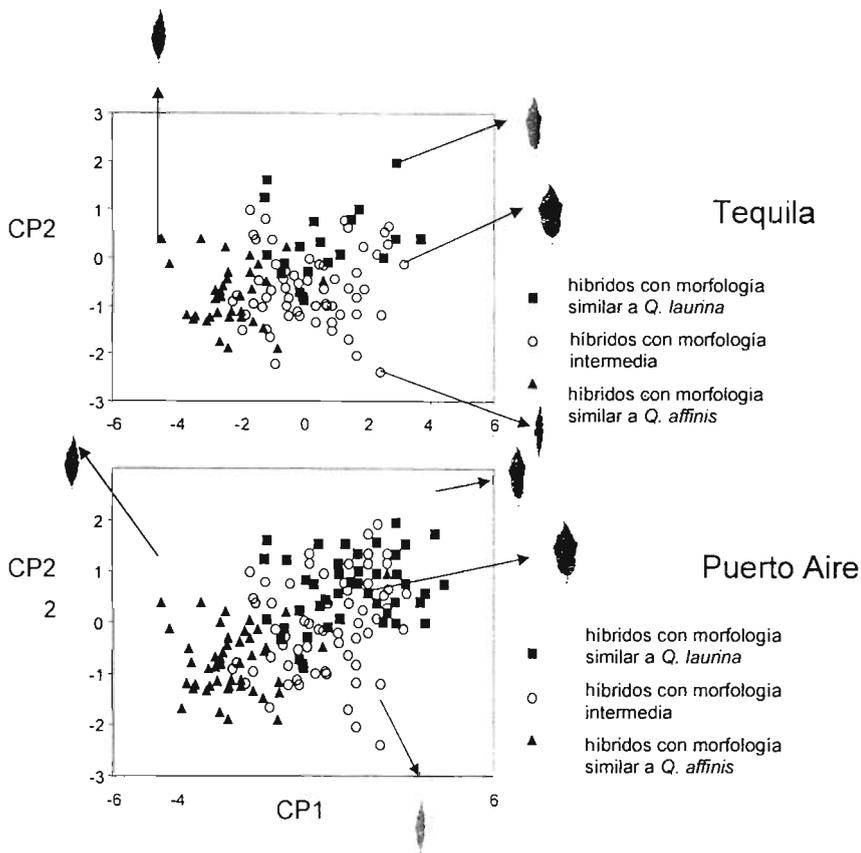
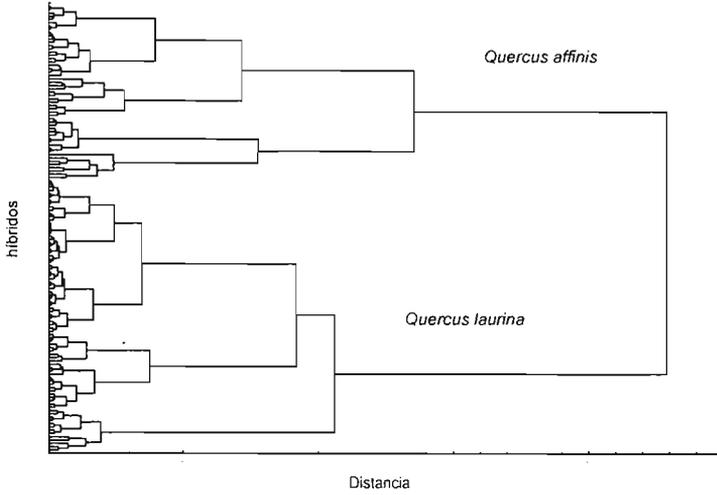


Figura 12. Análisis de Componentes Principales de los híbridos Tequila y Puerto Aire, Ver.

Para conocer morfológicamente, cuáles encinos híbridos son similares a sus parentales se hizo un análisis de agrupamiento (Cluster Analysis). Los resultados del análisis de agrupamiento muestran que en los híbridos de ambas poblaciones (Fig. 13) forman dos grupos: en la parte superior del árbol están los híbridos que son más parecidos a *Q. affinis*, mientras que en la inferior están los más parecidos a *Q. laurina*.

Tequila, Ver.



Puerto Aire, Ver.

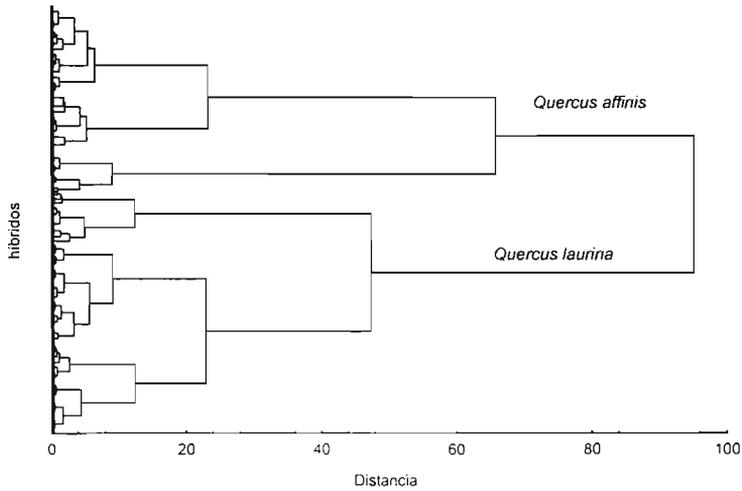


Figura 13. Diagrama de árbol de los híbridos en Tequila y Puerto Aire, Ver.

Una vez que ya se tienen identificados los híbridos de ambos sitios en términos de sus genealogías morfológicas se exponen en los siguientes mapas (Fig. 14 y 15).

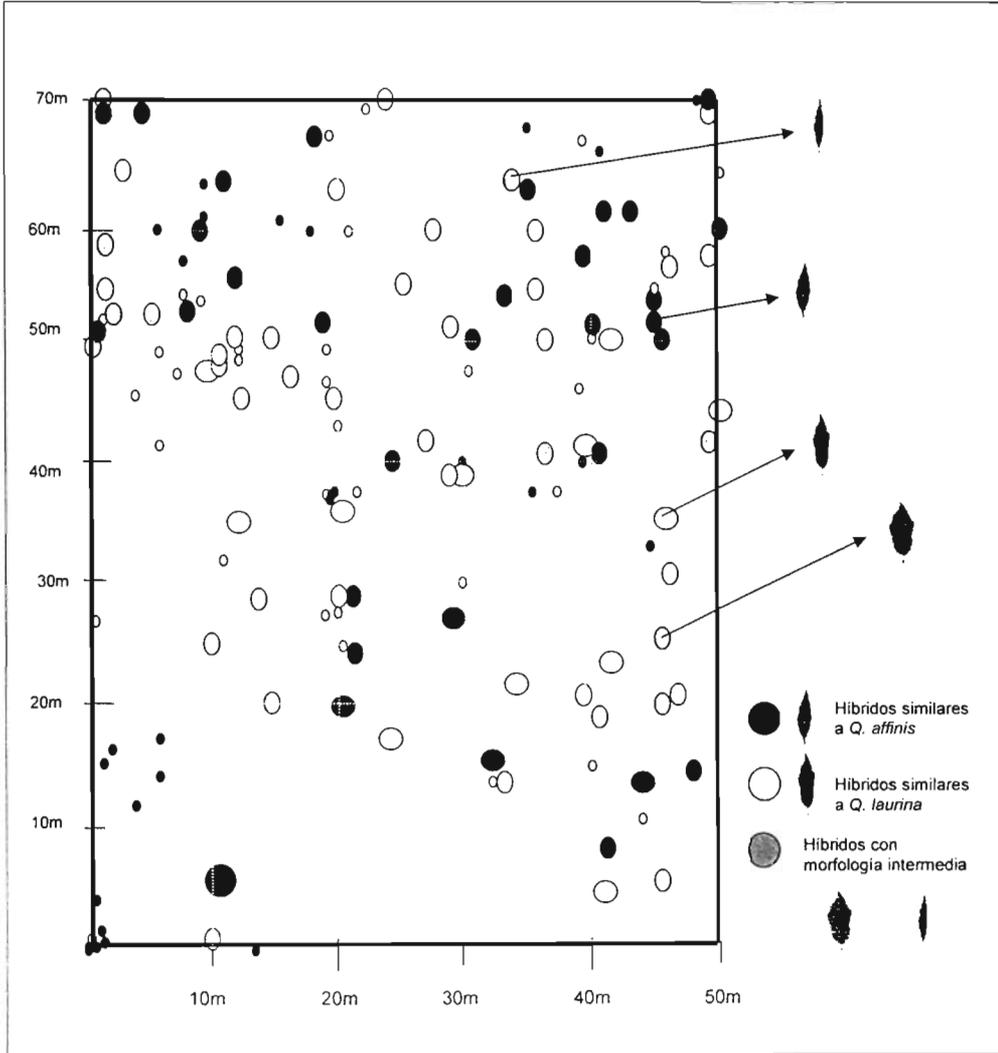


Figura 14. Mapa de localización e identificación de los híbridos dentro de la zona de hibridación local de Tequila.

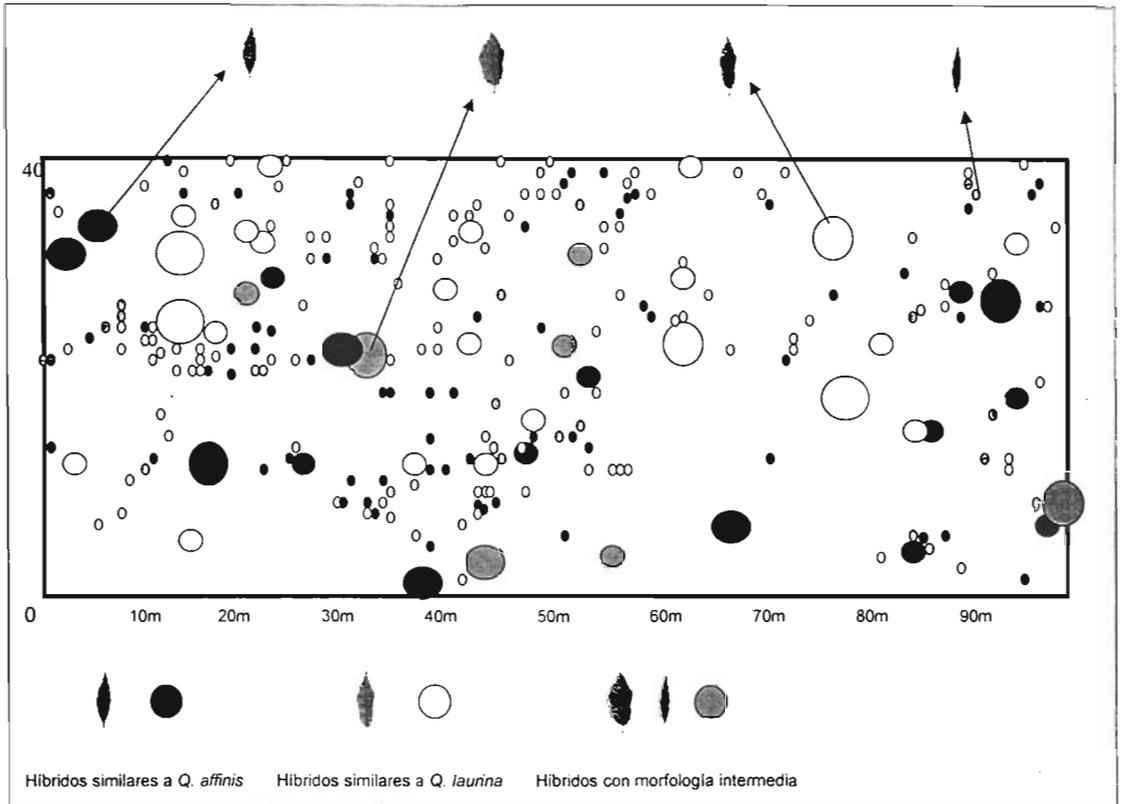


Figura 15. Mapa de localización e identificación de los 252 híbridos dentro del zona de hibridación de Puerto del Aire, Veracruz.

En las Figs. 14 y 15 se identifican tres tipos de morfologías en los híbridos de ambos sitios: 1) la morfología foliar similar a *Q. affinis*; 2) similar a *Q. laurina* y 3) una morfología intermedia. No se observa un patrón claro en ambas localidades de distribución espacial al interior de las zonas de hibridación (Figs. 14 y 15). Se describe una estructura heterogénea, en donde los individuos híbridos se entremezclan con los tres tipos de morfologías citadas anteriormente. Estas observaciones posiblemente denotan una estructura en mosaico de los caracteres de híbridos.

Partiendo de las Figs. 14 y 15, se obtuvieron las proporciones de los tres grupos foliares de los híbridos, en términos de porcentaje de los híbridos intermedios y los que son similares a sus progenitores.

Tabla 6. Proporciones de los híbridos para Tequila y Puerto Aire

Morfología del híbrido	Porcentaje de individuos (%)	
	Tequila	Puerto Aire
intermedia	19.8	27.7
similar a <i>Q. affinis</i>	30.9	34.9
similar a <i>Q. laurina</i>	49.3	37.3
<i>N</i>	152	252

En ambos sitios el porcentaje de híbridos con morfologías intermedias fue más bajo que los híbridos que se parecen morfológicamente a *Q. laurina* y a *Q. affinis* (Tabla 6).

Se realizó un análisis de discriminantes formando tres grupos de encinos, individuos morfológicamente representativos de *Q. affinis*, *Q. laurina* y los híbridos de Tequila y Puerto Aire. En primer lugar se calcularon los estadísticos descriptivos para las dos zonas híbridas y los individuos de las especies morfológicamente representativas (Tabla 7).

Tabla 7. Valores de cada una de las variables analizadas entre los híbridos de Tequila y Puerto Aire con los individuos representativos de *Q. affinis* y *Q. laurina*.

	LT (mm)	LL (mm)	LP (mm)	AM (mm)	BAM (mm)	NA
<i>Q. affinis</i>	63.22 ± 9.21	59.57 ± 8.49	3.48 ± 0.73	17.79 ± 2.78	26.06 ± 4.44	4.58 ± 1.56
Híbridos Tequila	107.72 ± 36.20	100.86 ± 32.30	7.08 ± 4.69	41.94 ± 24.78	57.53 ± 21.39	4.94 ± 5.52
Híbridos P. Aire	87.90 ± 19.21	82.28 ± 18.49	5.61 ± 2.32	37.42 ± 16.80	46.71 ± 12.07	1.92 ± 2.31
<i>Q. laurina</i>	91.76 ± 15.81	83.53 ± 13.31	8.81 ± 3.14	28.65 ± 4.64	43.15 ± 9.90	1.02 ± 1.24

Se observa en la Tabla 7 que la media de los híbridos de Tequila para todas las variables analizadas (excepto LP), es más alta que la encontrada en ambos progenitores. Sin embargo, esto no ocurre con los híbridos de Puerto Aire, LT y LL tienen valores menores que los registrados en los encinos puros de *Q. laurina*. En la población de Tequila los valores altos con respecto a los progenitores se registraron en LT, LL, AM y BAM, aunque se observa que existe mucha variación. En la población de Puerto Aire se registraron valores altos para BAM y AM. Los caracteres que predominaron fueron los intermedios (LT, LL, LP y NA).

A partir del análisis de discriminantes se obtuvieron los valores con los cuales se calcularon las distancias euclidianas que hay entre los híbridos de Puerto Aire y Tequila con los individuos representativos de *Q. affinis* y *Q. laurina*. Los resultados se muestran en la Tabla 8.

Tabla 8. Matriz de distancias euclidianas entre individuos puros de *Q. affinis*, *Q. laurina* y los híbridos de ambas zonas locales.

Poblaciones	Distancias Euclidianas
<i>Q. affinis</i> (Hidalgo) – Híbridos de Puerto Aire	7.65
<i>Q. laurina</i> (Jalisco) – Híbridos de Puerto Aire	3.34
<i>Q. affinis</i> – Híbridos de Tequila	5.77
<i>Q. laurina</i> – Híbridos de Tequila	3.44
<i>Q. affinis</i> – <i>Q. laurina</i>	10.69

Al comparar a los híbridos de ambas poblaciones con individuos puros de las especies progenitoras se observa que la distancia euclidiana que existe entre los individuos de *Q. affinis* y los híbridos es mayor a la que existe entre *Q. laurina* y los híbridos (Tabla 8).

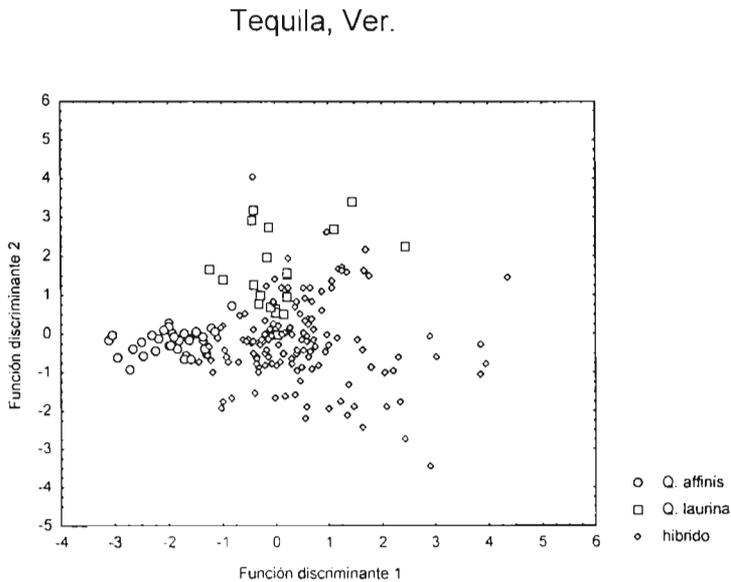
El análisis de discriminantes muestra dos grupos de variables con las cuales explica la varianza total y separa a los híbridos de sus progenitores (Tabla 9).

Tabla 9. Matriz que muestra los índices de correlación entre las variables analizadas para los híbridos y las especies puras.

Variable	Tequila		Puerto Aire	
	Discriminante 1	Disc. 2	Discriminante 1	Disc. 2
LT	0.593	-0.143	<b>0.520</b>	0.087
LL	<b>0.617</b>	-0.200	0.495	0.009
LP	0.371	<b>0.322</b>	0.420	<b>0.763</b>
AM	0.477	-0.238	0.459	<b>-0.362</b>
BAM	<b>0.710</b>	-0.266	<b>0.666</b>	-0.221
NA	0.030	<b>-0.460</b>	-0.478	-0.204
$r^2$	0.734	1.000	0.791	1.000

En la población de Tequila las variables de LL y BAM forman la primera función discriminante y son las que mejor separan a los tres grupos de individuos (híbridos, *Q. laurina* y *Q. affinis*). En contraste, la segunda función discriminante está formada por las variables de LP y NA (Tabla 9). El primer discriminante explica el 73% del total de la variación contenida en las variables. En la población de Puerto Aire las variables LT y BAM son las que separan a los grupos y explican el 79% del total de la variación contenida.

El análisis de discriminantes se observa mejor en un mapa territorial, en donde se grafica la relación entre los tres grupos (híbridos de ambas zonas, individuos representativos de *Q. laurina* e individuos de *Q. affinis*) (Fig. 16).



### Puerto Aire, Ver.

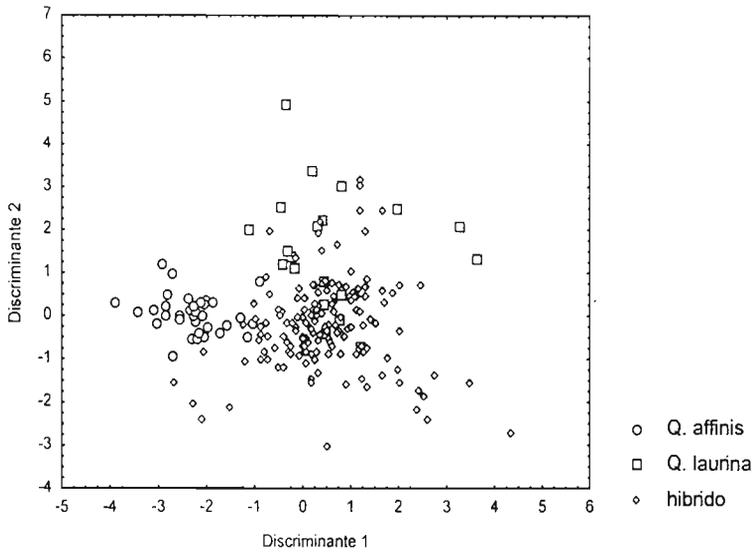


Figura 16. Mapa territorial de la clasificación de los individuos puros de *Q. affinis* y *Q. laurina* con los híbridos de Tequila y Puerto Aire, Ver.

El análisis discriminante separa los tres grupos, sin embargo los híbridos presentan mucha variación con respecto a los progenitores, y se observa que los híbridos son más parecidos a *Q. laurina*. Se construyó un diagrama de árbol pero ahora uniendo a todos los híbridos de ambas localidades.

Se observa que los híbridos se ubican por en medio de las especies progenitoras, aunque hay algunos individuos que se mezclan con ellas (Figura 17).

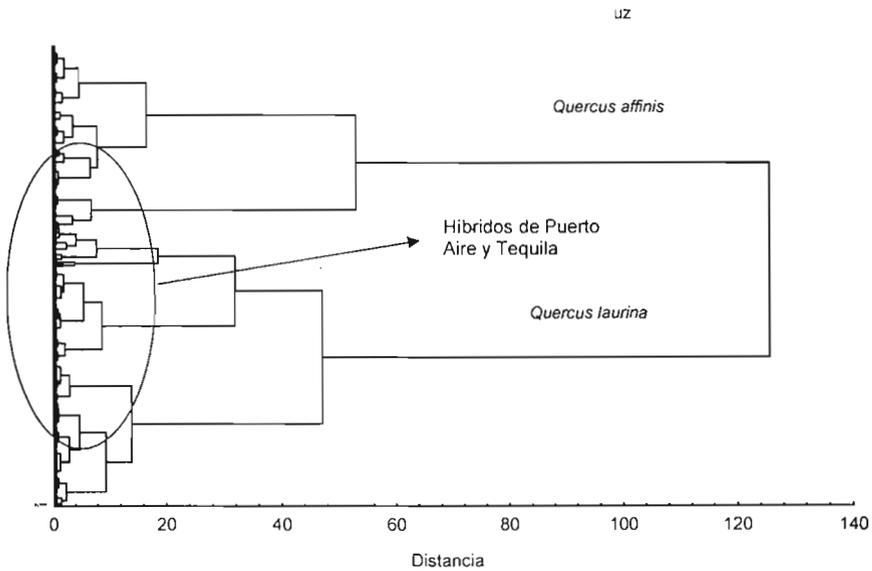


Figura 17. Diagrama de árbol de los híbridos de Tequila y Puerto Aire, con las especies puras de *Q. laurina* y *Q. affinis*.

También se hizo un mapa juntando a todos los híbridos (Tequila y Puerto Aire), con el propósito de compararlos con sus progenitores (Figura 18). Se observa que el grupo de los híbridos se coloca de manera intermedia de los grupos de *Q. affinis* y *Q. laurina*.

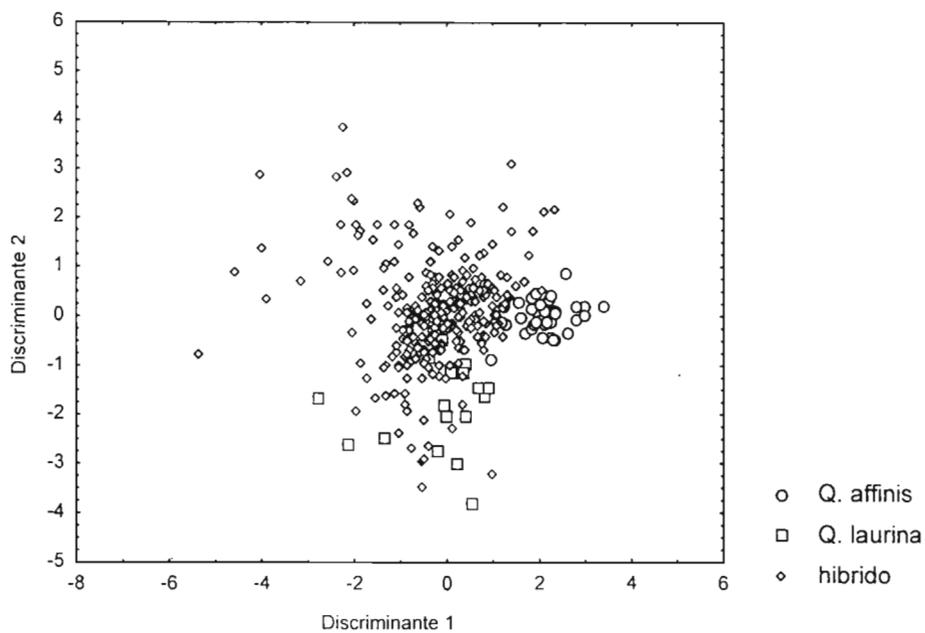


Figura 18. Análisis de discriminantes de los híbridos de Tequila y Puerto Aire (juntos); y especies puras de *Q. affinis* y *Q. laurina*.

## DISCUSIÓN

Los resultados de este estudio proporcionan evidencia morfológica de que Tequila y Puerto Aire, Veracruz son dos zonas de hibridación locales entre *Quercus affinis* y *Q. laurina*.

Los resultados presentados sobre la morfología foliar de los híbridos entre *Q. laurina* y *Q. affinis* que conforman las zonas locales de Tequila y Puerto Aire pueden ser discutidos como sigue: (i) Existe gran variación morfológica en los caracteres foliares analizados de los híbridos de Tequila y Puerto Aire (Tabla 4). (ii) Los caracteres morfológicos de las hojas, que en su conjunto explican la mayor parte de esta variación, son los que representan la longitud de la misma (Tabla 5). (iii) Los híbridos de las dos poblaciones presentan un continuo de caracteres foliares que van desde hojas similares a los progenitores y hojas con una morfología intermedia; aunque hay híbridos en los dos sitios que tienen hojas morfológicamente más parecidas a *Q. laurina* y pocos son los que se parecen a *Q. affinis* (Figs. 12 y 13). (iv) Al comparar los individuos de ambas zonas de hibridación locales con individuos puros de las especies progenitoras se forman tres grupos, siendo los híbridos de Puerto Aire más parecidos a *Q. laurina* (Tabla 8; Fig. 16), y v) La estructura de las zonas de hibridación locales se semejan a una red compleja de diferentes morfologías foliares (Figs 14 y 15).

El alto grado de variabilidad morfológica encontrada en los híbridos podría evidenciar intercambio de genes que se da como resultado de la cruce de dos o más especies distintas (Barton y Hewitt 1985). En el caso de los árboles de Tequila y Puerto Aire, ésta variación seguramente es el resultado (al menos en parte) de la hibridación entre *Q. laurina* y *Q. affinis*.

De los caracteres morfológicos que se analizaron en los híbridos de ambas poblaciones, los que presentaron la más alta variación fueron específicamente los de longitud de la hoja (LT, LL, LP, AM, BAM y NA). La mayoría de estos caracteres pueden ser adaptativos y por esta razón pueden exhibir atributos flexibles a las condiciones del medio, por lo tanto van a presentar variación, la cual se puede reflejar en la morfología foliar. Rieseberg (1995) discute que la mayoría de los caracteres adaptativos presentan una herencia mendeliana simple y su gran variación es un reflejo del intercambio genético que se da cuando existe hibridación. Por su parte, Stebbins (1959) sugiere que el alto grado de variabilidad morfológica y genética que existe en los híbridos puede ser requerida en determinado momento para lograr una mejor adaptación al medio.

Una de las aseveraciones más comunes indica que los individuos híbridos muestran típicamente caracteres morfológicos intermedios entre sus progenitores. Esto se puede ver ilustrado en el trabajo de Rieseberg y Ellstrand (1993), quienes hacen una compilación de varios estudios en donde citan las diferencias en la expresión de los caracteres morfológicos de los híbridos (Tabla 10). El primer renglón corresponde a la primera generación de híbridos (F1), aquí existe un porcentaje mayor de caracteres de los progenitores que se expresan. Posteriormente, en el segundo renglón están las generaciones subsecuentes, las cuales tienen un porcentaje mayor de expresión de caracteres nuevos en los híbridos, y por último las especies híbridas, que presentarían un porcentaje mayor en la expresión de los caracteres de los progenitores. Una posible explicación a la alta proporción de caracteres de los progenitores expresados para la primera generación de híbridos y para las especies híbridas, podría ser que mucha de la variación morfológica que diferencia a las especies está sujeta a un control genético (Gottlieb 1984).

Se espera que la expresión de los caracteres de los progenitores e intermedios de los híbridos dependa de la naturaleza del control genético de un carácter en particular, además de las interacciones con el ambiente.

Tabla 10. Expresión de caracteres morfológicos en híbridos de plantas (Rieseberg y Ellstrand 1993). La N se refiere al número de caracteres examinados.

Clase genealógica de los híbridos	%Caracteres intermedios	%Caracteres progenitores	% Caracteres extremos o nuevos
Primera generación de híbridos (N = 1,353)	44.6	45.2	10.2
Siguientes generaciones de híbridos (N = 372)	-----	-----	30.6
Especies híbridas (N = 319)	35.3	48.7	16.0

Existe un alto porcentaje de caracteres extremos o nuevos caracteres presentados por las siguientes generaciones de híbridos (Tabla 10). Diferentes explicaciones se proponen en relación con la alta frecuencia de nuevos caracteres en estos individuos híbridos. El que se expresen puede deberse a diferentes razones: (i) en los híbridos hay un incremento en las tasas de mutación; (ii) existe una acción complementaria de nuevas combinaciones de alelos normales; (iii) puede existir una sobreexpresión de alelos o expresión de nuevos alelos; (iv) la fijación de alelos recesivos presentes en las formas heterocigotas en los progenitores; y (v) la reducción de la estabilidad del desarrollo (Grant 1975; Rieseberg 1995). Aunque, es difícil determinar cuál o cuáles de estos fenómenos son los responsables del patrón que se observa en los híbridos. La alta frecuencia de caracteres nuevos expresados en éstos constituye una evidencia de que el proceso de hibridación puede ser un recurso que genera variabilidad en donde la selección natural puede actuar. Desde una perspectiva de estructura de la zona de hibridación, estos datos sugieren que el intervalo de caracteres intermedios de los híbridos constituye un mosaico de caracteres parentales, intermedios y extremos.

Al analizar con detalle las medias de los caracteres de los híbridos de Tequila con respecto a los encinos puros de *Q. affinis* y *Q. laurina* (Tabla 7), se puede hacer una comparación con el análisis de Rieseberg y Ellstrand (1993). En la zona local de Tequila, los híbridos presentan caracteres morfológicos intermedios y caracteres de los progenitores. La longitud del peciolo y el número de aristas son caracteres intermedios entre *Q. laurina* y *Q. affinis*, mientras que la longitud total de la hoja, la longitud de la lámina, el ancho máximo y la distancia de la base al ancho máximo pueden ser caracteres extremos. Ello puede sugerir que hay una tendencia a la presencia de más caracteres extremos que intermedios, y según Rieseberg y Ellstrand (1993), esto coincidiría con los resultados obtenidos para los híbridos de las siguientes generaciones (Tabla 10). Posiblemente en la población de híbridos de Tequila estén ocurriendo varios factores, tales como, el incremento en la tasa de mutación, nuevas combinaciones de alelos, expresión de nuevos alelos, fijación de alelos recesivos, o bien algún otro factor de los mencionados anteriormente (Rieseberg 1995).

Los híbridos de Puerto Aire presentan más caracteres intermedios que caracteres de los progenitores y caracteres extremos (Tabla 7). Los caracteres intermedios son: la longitud total de la hoja, la longitud de la lámina, la longitud del peciolo y el número de aristas, mientras que el ancho máximo y la distancia de la base al ancho máximo pueden ser caracteres extremos. Con base en la tabla 10, esta población quedaría situada en el renglón de las primeras generaciones de híbridos, en donde el porcentaje de caracteres intermedios es alto (4 de 6). Sin embargo, también pudiera ser que la población de Puerto Aire represente una especie híbrida, ya que presenta un alto porcentaje de caracteres intermedios (Rieseberg 1995).

Dentro de ambas zonas de hibridación hay una fracción menor de árboles que presentan una morfología foliar intermedia (Tabla 6). La proporción de híbridos con morfología foliar intermedia en Tequila es 19.8%, mientras que en Puerto Aire es 27.7%. En ambas zonas esta fracción es muy baja. Existe una fracción mayor de árboles que presentan hojas parecidas a un progenitor o al otro. Probablemente esto tenga que ver con lo que dice Gottlieb (1984) acerca del control genético, Mediante el cual, la naturaleza ejerce dicho control fuertemente para algunos caracteres por lo cual y probablemente éste se haya roto, solamente en pocas ocasiones (ver Gottlieb 1984). También puede deberse a la heterogeneidad ambiental, por lo que en algún ambiente particular, un híbrido con morfología intermedia, puede ser más favorecido.

Las distancias euclidianas entre los híbridos de ambas zonas y los individuos puros de las dos especies, muestran que existe una mayor semejanza en las hojas de los híbridos con *Q. laurina* (Tabla 8). Esto posiblemente se debe a la fuerte naturaleza del control genético para algunos caracteres foliares de *Q. laurina*. Entre todos los híbridos reconocidos los de Puerto Aire son los más parecidos (Tabla 8). Esta aseveración también se observa en el diagrama de árbol (cluster analysis) que se realizó para los dos sitios (Fig. 13).

González-Rodríguez *et al.* (2004) presentan resultados similares respecto al parecido morfológico de los híbridos con *Q. laurina*. Ellos reportan que los encinos examinados de la zona de Puerto Aire son más parecidos a *Q. laurina* y proponen que una de las posibles explicaciones de este fenómeno incluye a los efectos maternos, es decir, los híbridos son más similares a las especies del progenitor materno, como lo menciona también Bacilieri *et al.* (1996a).

En este trabajo el resultado es consistente con lo que reportan en su trabajo González-Rodríguez *et al.*, (2004). Posiblemente si ocurre un fenómeno que incluye a los efectos maternos, aunque también puede ser que exista una selección contra las formas intermedias.

### **Estructura de las zonas de hibridación locales de Tequila y Puerto Aire Veracruz**

La estructura morfológica de las zonas de hibridación locales de Tequila y Puerto Aire es compleja (Figs. 14 y 15). Ambas zonas parecen una red de híbridos o enjambre de híbridos, en donde básicamente se hace referencia a poblaciones compuestas en su mayoría por híbridos con genealogías complejas, con híbridos de generaciones avanzadas, retrocruzas, combinaciones genéticas, y algunos pocos individuos con genotipos progenitores.

En las Figs. 14 y 15, es posible notar un patrón en donde los híbridos con morfológicas intermedias se agrupan solamente en lugares específicos dentro de las zonas de hibridación local. Esto es interesante de analizar pues la estructura encontrada en ambas zonas se asemeja al modelo en mosaico que propone Harrison (1990), aunque este fue propuesto para explicar la estructura geográfica de las poblaciones híbridas en ambientes heterogéneos y en donde la selección actúa (Fig. 19).

Howard *et al.* (1997) describen una estructura del tipo mosaico para una zona de hibridación entre *Quercus grisea* y *Q. gambelli*. El análisis se realizó en cinco sitios localizados en la zona de traslapamiento dentro del área de distribución geográfica de estas especies, encontrando que hay parches formados por especies puras y parches de híbridos con formas intermedias y con base en esto, sugiere que el mosaicismo dentro de

la zona de traslapamiento refleja la heterogeneidad en el ambiente. En otro estudio, Tovar-Sánchez y Oyama (2004) reportan una estructura del tipo mosaico entre *Q. crassipes* y *Q. crassifolia* dentro del área de traslapamiento. Ellos describen patrones de distribución geográfica en parches de especies progenitoras e híbridos. Sin embargo, González-Rodríguez *et al.* (2004) citan una tendencia hacia una estructura del tipo clinal para la zona de hibridación que se genera por la distribución geográfica de *Q. affinis* y *Q. laurina*.

La estructura de las zonas de hibridación locales de Tequila y Puerto Aire se pueden discutir en el contexto de una estructura del tipo mosaico por las siguientes razones: en primer lugar habría que pensar en la interacción genotipo-ambiente (Howard 1982, 1986; Harrison 1986), y que esta interacción se puede dar a una escala menor, en ambientes heterogéneos como lo demuestran Harrison (1986, 1990) y Rand y Harrison (1989) en la zona de hibridación entre dos especies de grillos del género *Gryllus*. Ellos encuentran una correlación significativa entre el tipo de suelo y los diferentes genotipos de los padres y los híbridos a una escala local. Los progenitores son encontrados frecuentemente en suelos arcillosos (marga), mientras que los híbridos son encontrados en suelos arenosos. Estos autores concluyen que la correlación genotipo-ambiente puede darse a una escala local y es el resultado de la selección natural.

Aunque en este trabajo no se hicieron análisis ambientales, cabe la posibilidad de que en ambas zonas de hibridación locales existan diferencias ambientales. De hecho cuando se explica el modelo dependiente del ambiente para describir una zona de hibridación, es importante que exista la heterogeneidad ambiental porque así la selección natural va a tener una presión hacia los híbridos con morfologías de los progenitores y los híbridos con morfologías intermedias y se favorecerá a aquellos que estén mejor adaptados a determinados ambientes. En el caso de Tequila y Puerto Aire probablemente

existen ambientes distintos dentro de la zona de hibridación. Algunos ambientes favorables para híbridos con morfologías intermedias y otros para híbridos con morfologías de los progenitores, puede ser que por esta razón se presenten tales agrupaciones para ambos sitios y este fenómeno bien puede relacionarse con el modelo de mosaico (Fig. 19).

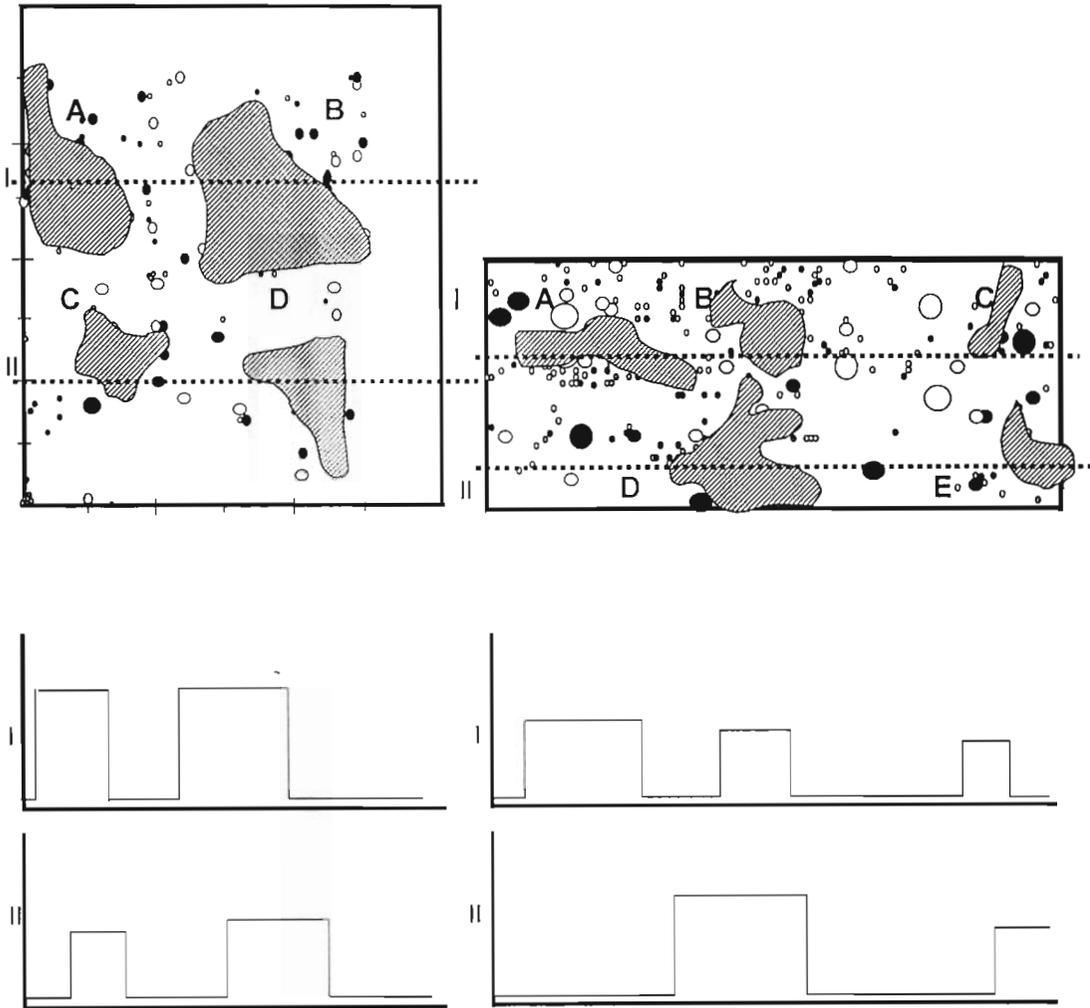


Figura 19. Estructura de las zonas de hibridación de Tequila (izquierda) y Puerto Aire (derecha). Se pueden interpretar como un modelo de tipo mosaico. Las zonas rayadas representan las agrupaciones de los híbridos con morfologías intermedias.

En la estructura de las dos zonas de hibridación (Fig. 19), posiblemente existen diferentes microambientes locales que favorecen a los grupos de híbridos de formas intermedias.

Estas agrupaciones posiblemente se deban a que individuos que se parecen morfológicamente a su progenitor materno tiendan a establecerse cerca de éste, debido a la poca dispersión de las bellotas.

Existen diferentes conceptos que predicen las consecuencias de los episodios de la hibridación natural. Cada uno de estos episodios involucra a la selección natural y/o a la dispersión. Junto con la estimación relativa principalmente de estos dos procesos se puede evidenciar la ventaja de los híbridos, con esto se puede saber si la hibridación produce nuevos genotipos (formas intermedias) que pueden ser en ciertos ambientes mejores que los progenitores. El escenario para estas zonas de hibridación sería una fuerte presión de selección (exógena) dependiente del ambiente, lo que provocaría que solamente algunos híbridos con morfologías intermedias se establecieran en ciertos ambientes (Howard 1982, 1986; Harrison 1986). Ahora bien el otro escenario puede ser que la selección actué contra las formas intermedias (selección endógena) o independiente del ambiente (Barton y Hewitt 1985) y provoque la poca viabilidad o esterilidad de los híbridos disminuyendo con el tiempo su población.

Los patrones encontrados se repiten en ambas zonas, y esto posiblemente se deba a que en las dos zonas de hibridación estén ocurriendo los mismos procesos. Seguramente la dinámica evolutiva que se genera en la zona de traslapamiento es distinta a una escala geográfica y en una zona local. De hecho González-Rodríguez *et al.* (2004), hacen referencia a una tendencia hacia la estructura clinal en toda el área de traslapamiento de estas mismas especies.

Ahora bien, ambas estructuras parecen similares, aunque con historias poblacionales distintas como se puede observar en la Fig. 11. La zona de Puerto Aire contiene híbridos más jóvenes que Tequila. Debido a que estos sitios están muy cercanos entre sí (~30 km), es posible que se trate de una sola zona de hibridación. Si esta aseveración es cierta, entonces estamos nuevamente ante un escenario en donde posiblemente exista una fuerte selección contra las formas intermedias y una selección ambiental para el establecimiento de todos los híbridos. Esta hipótesis sustentaría la presencia de una estructura de tipo mosaico, caracterizada por tener patrones de variación de los híbridos con formas intermedias, e híbridos con formas similares a los progenitores en respuesta a la variación ambiental y a la selección a ambientes desiguales (Durrett *et al.*, 2000). Hacen falta más estudios para describir la estructura de la zona de hibridación, sin embargo sí se puede decir que se tiene una evidencia morfológica de que las poblaciones de Tequila y Puerto Aire son zonas de hibridación y que los árboles de ambas zonas son híbridos de *Q. laurina* y *Q. affinis*. Aunque en este trabajo se proporcionan evidencias de esto, es preciso incluir estudios con marcadores moleculares y diversos trabajos ecológicos (fenología, ecología de la reproducción, dispersión, genética de poblaciones, interacciones), que nos brinden un mejor entendimiento de la estructura de estas dos zonas híbridas locales.

## LITERATURA CITADA

- Anderson, E. 1948. Hybridization of the habitat. *Evolution* 2: 1-9.
- Antonovics, J. y Bradshaw, A. 1970. Evolution in closely adjacent populations. Clinal patterns at a mine boundary. *Heredity* 25: 349-362.
- Arnold, L. M y Bennett, D. B. 1993. Natural hibridization in Lousiana irises: Genetic variation and ecological determinants. Pp. 115-139 in R.G. Harrison, ed. *Hybrid zones and the evolutionary process*. Oxford University. Press, Oxford.
- Arnold, L. M. 1997. Natural hybridization and evolution. *Oxford Series in Ecology and Evolution*. Oxford University Press. Nueva York.
- Bacilieri, R.; Ducouso, A. y Kremer, A. 1996a. Comparion of morphological characters and molecular markers for the analysis of hybridization in sessile and pedunculate oaks. *Annales des Sciences Forestieres* 53: 79-91.
- Bacilieri, R.; Ducouso, A.; Remy, J.; y Kremer, A. 1996b. Mating system and asymmetric hybridization in a mixed stand of European oaks. *Evolution* 50: 900-908.
- Bacon, J. y Spellenberg, R. 1996. Hybridization in two distantly related Mexican black oaks, *Quercus conzattii* and *Quercus eduardii* (Fagaceae: *Quercus*: Section Lobatae). *Sida* 17: 17-41.
- Barton, N. 1983. Multilocus clines. *Evolution* 37: 454-471.
- Barton, N y Hewitt, G. 1981. Hybrid zones and speciation, in: Evolution and speciation: essays in honour of M. J. D. White (W. R. Atchley y D. S. Woodruff, eds). Cambridge University Press, Cambridge.
- Barton, N. y Hewitt, G. 1985. Analysis of hybrid zones. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 16:113-148.
- Barton, N. y Hewitt, G. 1989. Adaptation, speciation and hybrid zones. *Nature* 341:497-503.
- Bazykin, A. 1969. Hypothetical mechanisms of speciation. *Evolution* 23: 685-687.
- Bigelow, R. 1965. Hybrid zones and reproductive isolation. *Evolution* 23: 685-687.
- Bishop, J. 1972. An experimental study of the cline of industrial melanism in *Biston betularia* (L.) (Lepidoptera) between urban Liverpool and rural North Wales. *Journal of Animal Ecology* 41: 209-243.
- Bodenes, C.; Joandet, S.; Laigret, F. y Kremer, A. 1997. detection of genomic regions differentiating two closely related oak species *Quercus petraea* (Matt.) Liebl. and *Quercus robur* L. *Heredity* 78:433-444.

- Borgardt, S. y Pigg, K.B. 1999. Anatomical and developmental study of petrified *Quercus* (Fagaceae) fruits from the Middle Miocene, Yakima canyon, Washington, USA. *American Journal of Botany* 86: 307-325.
- Coart, E.; Lamote, M.; Loose, M.; Bockstaele, V.; Lootens, P. y Roldán-Ruiz. 2002. AFLP markers demonstrate local genetic differentiation between two indigenous oak species [*Quercus robur* L. and *Quercus petraea* (Matt.) Liebl. ] in Flemish populations. *Theoretical and Applied Genetics* 105: 431-439.
- Craft, K.; Ashley, V. y Koenig, D. 2002. Limited hybridization between *Quercus lobata* and *Quercus douglasii* (Fagaceae) in a mixed stand in central and coastal California. *American Journal of Botany* 89: 1792-1798.
- Daghlian, C. y Crepet, W. 1983. Oak catkins, leaves and fruits from the Oligocene Catahoula Formation and their evolutionary significance. *American Journal of Botany* 70: 639-649.
- Dasmahapatra, K.; Blum, M.; Aiello, A.; Hackwell, S.; Davies, N.; Bermingham, P. y Mallet, J. 2002. Inferences from a rapidly moving hybrid zone. *Evolution* 56: 741-753.
- Dodd, R.; Rafii, Z.; y Bojovic, S. 1993. Chemosystematic study of hibridization in Californian live oak: acorn steroids. *Biochemical Systematics and Ecology*, 21:467-473.
- Dodd, R. y Kashani, N. 2003. Molecular differentiation and diversity among the California red oaks (Fagaceae; *Quercus* section Lobatae). *Theor. Appl. Genet.* 107:884-892.
- Dumolin-Lapegue, S.; Kremer, A. y Petit, R. 1999. Are chloroplast and mitochondrial DNA variation species independent in oaks? *Evolution* 53: 1406-1413.
- Durrett, R.; Buttel, L. y Harrison, R. 2000. Spatial models for hybrid zones. *Heredity* 84:9-19.
- Endler, J. 1977. Geographic variation. *Speciation and clines*. University Press. Princeton.
- Endler, J. 1982. Problems in distinguishing historical from ecological factors in biogeography. *American Zoologist* 22: 441-452.
- Futuyma, J. y Shapiro, H. 1995. Hybrid zones. *Evolution* 49:222-226.
- Futuyma, J. 1998. *Evolutionary biology*. Sinauer, Massachusetts.
- González-Rodríguez A.; Arias, D.; Valencia, S. y Oyama, K. 2004. Morphological and RAPD analysis of hybridization between *Quercus affinis* and *Q. laurina* (Fagaceae), two mexican red oaks. *American Journal of Botany*, 91:401-409.

- Gottlieb, L. 1984. Genetics and morphological evolution in plants. *American Naturalist* 123:681-709.
- Grant, V. 1975. *Genetics of flowering plants*. Columbia University Press, Nueva York.
- Harrison, R. y Rand, D. 1989. Mosaic hybrid zones and the nature of species boundaries. Pp. 111-133. in D. Otte and J. Endler, eds., *Speciation and its Consequences*. Sunderland, MA: Sinauer Associates.
- Harrison, R. 1986. Pattern and process in a narrow hybrid zone. *Heredity* 56: 337-149.
- Harrison, R. 1990. Hybrid zones: windows on evolutionary process. *Evolutionary Biology* 7:69-128.
- Harrison, R. 1993. Hybrids and hybrid zones: Historical Perspective. Pp. 3-12. in R.G. Harrison, ed. *Hybrid zones and the evolutionary process*. Oxford University Press, Oxford.
- Hewitt, G. 1988. Hybrid zones natural laboratories for evolutionary studies. *Trends Ecology and Evolution* 3:158-167.
- Hokanson, S.; Isebrands, J.; Jensen, J. y Hancock, J. 1993. Isozyme variation in oaks of the Apostle Islands in Wisconsin: genetic structure and levels of inbreeding in *Quercus rubra* and *Q. ellipsoidalis* (Fagaceae). *American Journal of Botany* 80:1349-1357.
- Howard, D.; Preszler, R. y Williams, J. 1997. How discrete are species? Insights from a hybrid zone between *Quercus grisea* and *Quercus gambelii*. *Evolution* 51: 747-755.
- Howard, D. J. 1982. *Speciation and coexistence in a group of closely related ground crickets*. Yale University Press, New Haven.
- Howard, D. J. 1986. A zone of overlap and hybridization between two ground cricket species. *Evolution* 40: 34-43.
- Hunt, W. y Selander, R. 1973. Biochemical genetics of hybridization in European house mice. *Heredity* 31: 11-34.
- Jiggins, C. y Mallet, J. 2000. Bimodal hybrid zones and speciation. *Trends Ecology and Evolution* 15: 250-255.
- Jensen, R.; Hokanson, J.; Isebrands, J. y Hancock, J. 1993. Morphometric variation in oaks of the Apostle Islands in Wisconsin: evidence of hybridization between *Quercus rubra* and *Q. ellipsoidalis* (Fagaceae). *American Journal of Botany* 80:1358-1366.
- Jones, J. 1986. Evolution of the Fagaceae: the implications of foliar features. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 73: 228-275.

- Kohlmann, B.; Nix, H. y Shaw, D. 1988. Environmental predictions and distributional limits of chromosomal taxa in the Australian grasshopper *Coledia captiva*. *Oecologia* 75: 483-493.
- Littlejohn, M. 1976. The *Litoria ewingi* complex (Anura: Hylidae) in South-Eastern Australia. Variation in mating-call structure across a narrow hybrid zone between *L. ewingi* and *L. paraewingi*. *Australian Journal of Zoology* 24:283-293.
- Littlejohn, M. y Watson, G. 1985. Hybrid zones and homogamy in Australian frogs. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 16: 85-112.
- Martínez-Hernández, E. 1980. Palinología del Eoceno en el noreste de México. *Revista del Instituto de Geología. Universidad Nacional Autónoma de México* 4: 155-166.
- Mayr, E. 1942. *Systematics and the Origin of Species*. Columbia University Press. Nueva York.
- Mayr, E. 1963. *Animal species and evolution*. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts.
- Moore, W. y Price, J. T. 1993. Nature of selection in the northern flicker hybrid zone and its implications for speciation theory. Pp 196-225 in R.G. Harrison ed. *Hybrid zones and the evolutionary process*. Oxford University Press, Nueva York.
- Moore, W. 1977. An evaluation of narrow hybrid zones in vertebrates. *Q. Rev. Biol.* 52: 263-277.
- Nason, J.; Ellstrand, N. y Arnold, M. 1992. Patterns of hybridization and introgression in populations of oaks, manzanitas, and irises. *American Journal of Botany* 79: 101-111.
- Nixon, K. 1993a. Infrageneric classification of *Quercus* (Fagaceae) and typification of sectional names. *Ann. Sci. For. Suppl.* 1 (Paris) 50:25s-34s.
- Rieseberg, L. 1995. The role of hybridization in evolution: Old wine in new skins. *American Journal of Botany* 82:944-953.
- Rieseberg, L. y Ellstrand, N. 1993. GAT can morphological and molecular markers tell us about plant hybridization. *Critical Reviews in the Plant Sciences* 12: 213-241.
- Sage, R. y Selander, R. 1979. Hybridization between species of the *Rana pipiens* complex in central Texas. *Evolution* 33: 1069-1088.
- Shaw, D.; Marchant, A.; Contreras, N.; Arnold, M.; Groeters, F. y Kohlmann, B. 1993. Genomic and environmental determinants of a narrow hybrid zone: Cause or coincidence? Pp. 165-195 in R.G. Harrison ed. *Hybrid zones and the evolutionary process*. Oxford University Press, Nueva York.

- Shoemaker, D.; Ross, K. y Arnold, L. 1996. Genetic structure and evolution of a fire ant hybrid zone. *Evolution* 50:1958-1976.
- Short, L. 1969. Taxonomic aspects of avian hybridization. *Auk* 86: 84-105.
- Sokal, R. y Rohlf, F. 1995. Biometry: the principles and practice of statistics in biological research. Freeman and Company, Nueva York, USA.
- Stebbins, G.; Matzke, E. y Epling, C. 1947. Hybridization in a population of *Quercus manilandica* and *Quercus ilicifolia*. *Evolution* 1: 79-88.
- Stebbins, G. 1959. The role of hybridization in evolution. *Proceedings of the American Philosophical Society* 103: 231-251.
- Szymura, J. M. 1993. Analysis of hybrid zones with *Bombina*. Pp. 261- 289. in R.G. Harrison ed. *Hybrid zones and the evolutionary process*. Oxford University Press. Nueva York.
- Szymura, J. M. y Barton, N. H. 1986. Genetic analysis of hybrid zone between the fire-bellied toads, *Bombina bombina* and *B. variegata* near Cracow in Southern Poland. *Evolution* 40: 1141-1159.
- Szymura, J. M. 1991. The genetic structure of the hybrid zone between the fire-bellied toads *Bombina bombina* and *B. variegata*: comparisons between transects and between loci. *Evolution* 45:237-261.
- Tovar-Sánchez, E. y Oyama, K. 2004. Natural hybridization and hybrid zones between *Quercus crassifolia* and *Quercus crassipes* in Mexico. Morphological and molecular evidence. (En prensa).
- Valencia, A. S. 1989. Contribución al conocimiento del genero *Quercus* (Fagaceae) en el estado de Guerrero, México. Tesis Licenciatura. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México. 183 pp.
- Valencia, A. S. 1994 Contribución a la delimitación taxonómica de tres especies del género *Quercus* subgénero *Erythrobalanus*. Tesis de Maestría, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México.
- Van Valen, L. 1976 Ecological species, multispecies and oaks. *Taxon* 25:233-239.
- Whittemore, A. T. y Schaal, B. A. 1991. Interspecific gene flow in sympatric oaks. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 88:2240-2544.
- Woodruff, D. 1981. Towards a genodynamics of hybrid zones: studies of Australian frogs and West Indian land snails. in: Evolution and speciation: essays in honour of M. J. D. White (W. R. Atchley y D. S. Woodruff, eds). Cambridge University Press, Cambridge.